



Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven

Herausgegeben von

H. Friedrich

Direktor des Instituts für Meeresforschung

Band I

mit 33 Karten und Tafeln und 19 Textabbildungen

1952

Kommissionsverlag Franz Leuwer, Bremen

Digitized by the Internet Archive
in 2025

Inhaltsverzeichnis

BRANDES, C.-H., Über das Auftreten der Brachsenmakrele, <i>Brama rayi</i> Bl. in den nordeuropäischen Gewässern	Seite 37
BRANDES, C.-H., und R. DIETRICH. Zur Methodik der absoluten Fettbestimmung im Hering.....	" 232
FRIEDRICH, H., Zum Geleit.....	" 5
— Betrachtungen zur Synökologie des ozeanischen Pelagials	" 7
— Über neuere Gesichtspunkte zur Physiologie der Bio-coenosen	" 225
GOEDECKE, E., Über Intensität und Jahresgang der thermohalinen Schichtung in der Deutschen Bucht.....	" 236
HÖHNK, W., Die in Nordwestdeutschland gefundenen ufer- und bodenbewohnenden Saprolegniaceae	" 52
— Studien zur Brack- und Seewassermykologie I.....	" 115
— Nachtrag zu: Die in Nordwestdeutschland gefundenen ufer- und bodenbewohnenden Saprolegniaceae	" 126
— Studien zur Brack- und Seewassermykologie II.....	" 247
KINNE, O., Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunkts-erniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen	" 47
— Zum Lebenszyklus von <i>Gammarus duebeni</i> LILLJ, nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von <i>Gammarus zaddachi</i> SEXTON subsp. <i>zaddachi</i> SPOONER	" 187
LÜNEBURG, H., Beiträge zur Hydrographie der Wesermündung...	" 91
— Ein Gerät zur Messung des Schlickfalles in Küstengewässern und Häfen	" 129
MEYER, V., Probleme des Verderbens von Fischkonserven in Dosen I.	" 204
WILLMANN, C., Die Milbenfauna der Nordseeinsel Wangerooge .	" 139

Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven

1952

Band I

Druckfehlerberichtigung.

Im letzten Beitrag des ersten Bandes haben während der Abwesenheit des Verfassers die Illustrationen andere Bezeichnungen bekommen.

Die Hinweise im erläuternden Text wurden bedauerlicherweise nur z. T. geändert. Die verbliebenen Fehler und die Berichtigungen dazu sind im Folgenden aufgeführt:

- Seite 251, Zeile 7, statt: Diagrammen 2 bis 4 muß stehen:
Diagrammen 1 bis 3
- „ 252, letzte Zeile, statt: Darstellungen 2 bis 4 muß stehen:
Darstellungen 1 bis 3
- „ 258, Zeile 4, statt: Diagramme 2 bis 4 muß stehen:
Diagramme 1 bis 3
- „ 262, „ 16, statt: Figuren 2 bis 4 muß stehen: Figuren 1 bis 3
- „ 263, „ 1, statt: Fig. 4 muß stehen: Fig. 2
- „ 265, „ 26, „ Fig. 2 „ „ Fig. 1
- „ 267, „ 18, „ Fig. 2 „ „ Fig. 3
- „ 269, „ 32, „ Fig. 2 „ „ Fig. 1
- „ 271, „ 18, „ Fig. 3 „ „ Fig. 2
- „ 271, „ 28, „ Fig. 2 „ „ Fig. 1
- „ 273, „ 8, „ Fig. 2 „ „ Fig. 1
- „ 273, „ 22, „ Fig. 3, zweite Gruppe muß stehen:
Fig. 2, erste Gruppe
- „ 277, „ 8, statt: Figuren 2 bis 4 muß stehen: Figuren 1 bis 3
und außerdem

Seite 206, Zeile 10, statt: Wasser- muß stehen: Wasser

- „ 248, Tabelle 1, Spalte 6, statt: Zahl der Bodenproben muß stehen:
Zahl der Proben.

Der Herausgeber.

Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven

Herausgegeben von

H. Friedrich

Direktor des Instituts für Meeresforschung

Band I

Heft 1

mit 25 Karten und Tafeln und 6 Textabbildungen

1952

Kommissionsverlag Franz Leuwer, Bremen

5 FEB 1962

Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven

Herausgegeben von

H. Friedrich

Direktor des Instituts für Meeresforschung

Band I

Heft 1

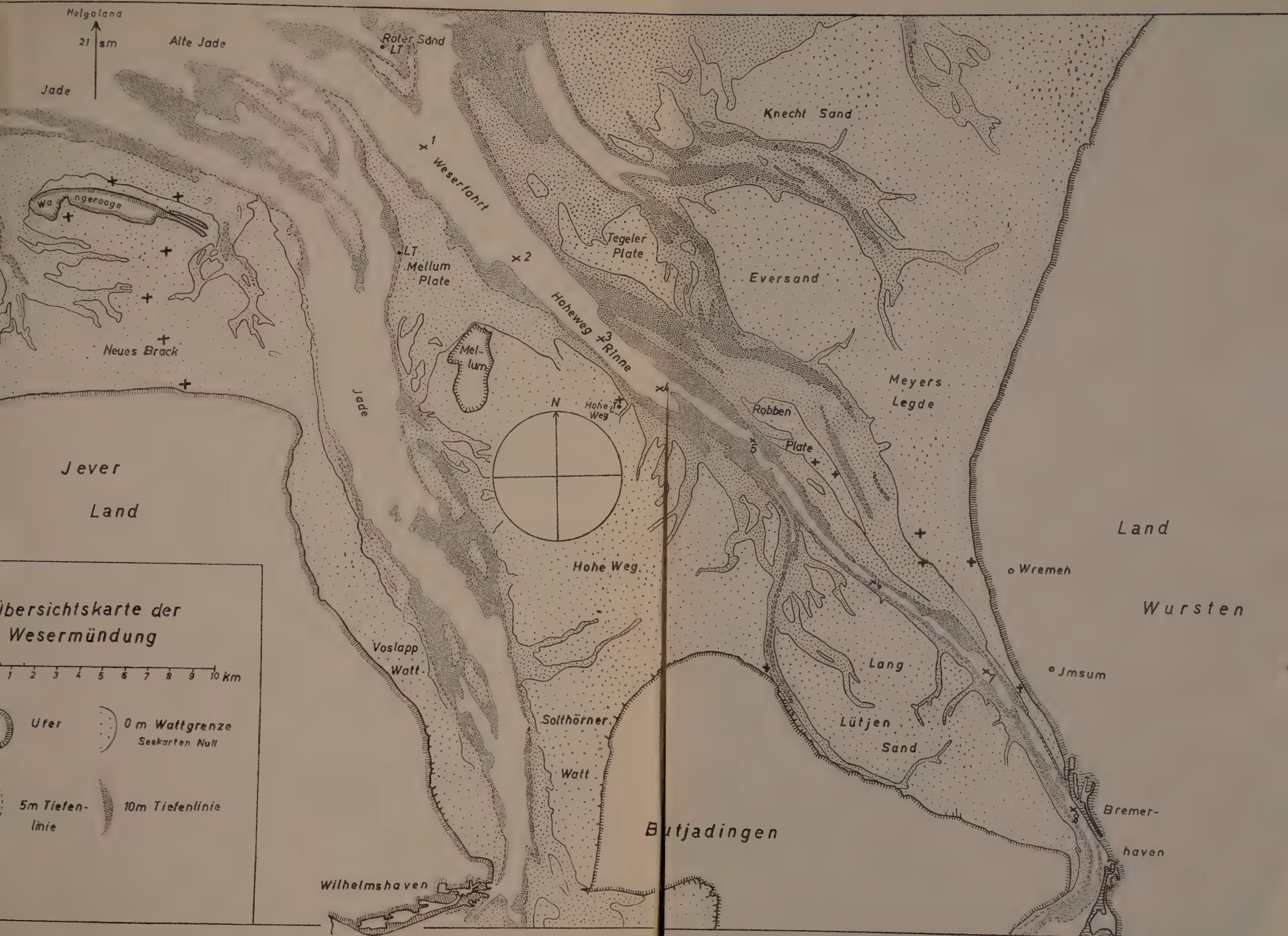
mit 25 Karten und Tafeln und 6 Textabbildungen

1952

Kommissionsverlag Franz Leuwer, Bremen

Inhaltsverzeichnis von Band I, Heft 1

FRIEDRICH, H., Zum Geleit	Seite 5
FRIEDRICH, H., Betrachtungen zur Synökologie des ozeanischen Pelagials	" 7
BRANDES, C.-H., Über das Auftreten der Brachsenmakrele, <i>Brama rayi</i> BL., in den nordeuropäischen Gewässern	" 37
KINNE, O., Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunkts- erniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen	" 47
HOHNK, W., Die in Nordwestdeutschland gefundenen ufer- und bodenbewohnenden <i>Saprolegniaceae</i>	" 52
LUNEBURG, H., Beiträge zur Hydrographie der Wesermündung ..	" 91
HOHNK, W., Studien zur Brack- und Seewassermykologie I.	" 115
HOHNK, W., Nachtrag zu: Die in Nordwestdeutschland gefunde- nen ufer- und bodenbewohnenden <i>Saprolegniaceae</i>	" 126



Zum Geleit

Die „Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven“ sollen in erster Linie der Druckung der im Institut entstandenen Arbeiten dienen, um so einerseits über die Tätigkeit Rechenschaft zu geben und um andererseits die Ergebnisse den interessierten Fachkreisen vorzulegen. Außer den eigentlichen wissenschaftlichen Arbeiten werden daher auch in kurzgefaßter Form Tätigkeitsberichte veröffentlicht werden, die noch keine zusammenfaßbaren Resultate enthalten, sowie kleinere Mitteilungen, in denen einzelne Sonderfragen behandelt werden. Dem Charakter und Aufbau des Instituts entsprechend werden diese „Veröffentlichungen“ ein recht bewegtes Bild bieten, doch hoffe ich, daß dahinter die einheitliche Leistung des Instituts sichtbar werden wird. Wenn dabei nicht unmittelbar an die „Mitteilungen aus dem Institut für Seefischerei Wesermünde-G.“ angeknüpft wird, so deshalb, weil ein erheblicher zeitlicher Zwischenraum zwischen dem letzten Heft der neuen Folge dieser Mitteilungen („Die Fischwirtschaft“ Jahrgang 7, Heft 12, 1931) und dem hier vorliegenden Heft liegt, und weil sich inzwischen die Struktur des Instituts wandelte.

Die Herausgabe der Veröffentlichungen des Instituts stellt eine Art Abhilfe dar, um den zeitlichen Verzögerungen in der Veröffentlichung wissenschaftlicher Arbeiten zu begegnen. Zunächst werden die Hefte wohl in unregelmäßiger Folge erscheinen, doch steht zu hoffen, daß späterhin eine regelmäßige Folge innegehalten werden kann.

Soweit die Möglichkeit gegeben ist, können auch Arbeiten von Forschern, die nicht unmittelbar dem Institut angehören, aufgenommen werden, wenn sie methodische oder erkenntnismäßige Fortschritte auf den am Institut vertretenen Gebieten bringen.

Die als Anlage beigefügte Übersichtskarte gibt das Bremerhaven benachbarte Mündungsgebiet von Weser und Jade wieder, in dem ein Großteil der Arbeiten des Instituts ausgeführt werden wird. Als \times sind die Terminationsstellen zu der Arbeit von Dr. Lüneburg, als + die Sammelstellen zu der Arbeit von Dr. Höhnk eingezeichnet.

H. Friedrich

Betrachtungen zur Synökologie des ozeanischen Pelagials

Von H. Friedrich

I. Grundsätzliches zur Fragestellung.

In seiner Arbeit „Der Biocönose- und Biotopbegriff vom Blickpunkt der marinen und limnischen Synökologie“ beschränkt CASPERS (1950) sich fast ganz auf Behandlung des Benthals. Ohne eine nähere Begründung zu geben, sagt er vom marinen Plankton (p. 47): „Aber man mußte erkennen, daß die räumliche Begrenzung irgendwie bleibender Planktonbiocönosen gerade wegen der Eigenschaften des Planktons auf erhebliche Schwierigkeiten stößt, und wir neigen zu der Ansicht, daß diese Planktongemeinschaften biocönotisch nur Synusien darstellen; vertikale Unterschiede — Oberfläche, Tiefsee — sind als Strata aufzufassen.“ Da die Frage der marinen Planktonbiocönosen einen sehr umfangreichen Fragenkomplex berührt, kann sie natürlich nicht mit einer so kurzen Randbemerkung gelöst sein, was auch sicher nicht in der Absicht von CASPERS lag. Da aber auch HENTSCHEL (1948) in seiner Arbeit über „Probleme der Planktonkunde“ eine klare Auffassung über diesen Fragenkomplex entwickelte,¹⁾ sei ihm der Anschluß an eigene Arbeiten unter Heranziehung einer möglichst weiten Literatur etwas weiter nachgegangen.

Zunächst muß darauf hingewiesen werden, daß die Frage nach der Abgrenzbarkeit von Planktonbiocönosen überhaupt falsch gestellt ist. Das Plankton ist ja nur ein Teil der Lebewelt des Pelagials und kann nur im Zusammenhang mit dem als Nekton bezeichneten Bevölkerungsanteil des gleichen Lebensraumes Gegenstand biocönotischer Forschung sein. Weder das Plankton noch das Nekton können genannt als Lebensgemeinschaft betrachtet werden, wie das bis in die jüngste Zeit gemein geschieht (TREGOUBOFF 1946, HENTSCHEL 1948). Die Unterscheidung von Plankton und Nekton, d. h. eine Einteilung der Lebewelt eines großen Lebensraumes nach ihrer Bewegungsfähigkeit ist ebenso künstlich wie die Gliederung des Planktons nach Größenordnungen in Nanno-, Mikro-, Makro- und Megaloplankton und bietet für die eigentlich biologische Erkenntnis nur fragmentarische Haltpunkte.

Zur begrifflichen Klärung sei weiterhin betont, daß unter Pelagial der Gesamtum des freien Meeres zu verstehen ist, wie unter Benthos der gesamte Meeresboden und unter Phytal die Gesamtheit der bestandsbildenden Pflanzen als Lebensraum für die tierische Besiedlung verstanden wird. Es ist daher nicht möglich, unter Pelagial gleichzeitig die darin existierenden Organismen zu begreifen, es sich dabei ja doch um zwei begrifflich verschiedene Dinge handelt, wie ja auch die Besiedlung des Benthals mit dem besonderen Terminus Benthos bezeichnet wird. Nach der Fassung des Begriffes Biocönose durch MÖBIUS 1877 als eines natürlichen Artenverbandes sind Tiere und Pflanzen integrierende Bestandteile der Biocönosen, so daß neben dem Zooplankton und Nekton das Phytoplankton gleich-

¹⁾ Da es sich um eine posthum erschienene Arbeit handelt, versage ich es mir, auf alle die Punkte der Arbeit kritisch einzugehen, die im Zusammenhang mit den hier angeschnittenen Fragen stehen und in denen ich anderer Auffassung bin.

wertig zu berücksichtigen ist. Leider liegen trotz aller Fortschritte der letzten Jahrzehnten (vergl. ZOBELL 1949) über die Bakterien des Pelagials noch zu wenige sichere Daten vor, als daß sie hier einbezogen werden könnten, obgleich sich ihre zentrale Stellung im biocönotischen Geschehen immer mehr abzuzeichnen beginnt.

Das Pelagial¹⁾ weist gegenüber allen anderen großen Lebensbezirken der Erde einige fundamentale Unterschiede auf:

1. Während in den übrigen Lebensbezirken das Leben an die Grenzschichten zweier Substrate bzw. an relativ dünne Grenzzonen gebunden ist (Erde—Luft, Boden—Wasser), enthält das Pelagial nur ein Substrat, das Wasser, in großer räumlicher Ausdehnung, und die Berührungszonen Wasser—Boden, Wasser—Luft treten gegenüber dieser Erstreckung des Pelagials weit zurück, wenngleich sie in der Biocönotik eine nicht geringe Rolle spielen. In den tieferen Meeresgebieten ist die Bedeutung dieses Kontaktes unserer Beurteilung einstweilen noch ganz entzogen, lediglich für die küstennahen Bezirke besitzen wir Unterlagen.

2. Die Dichte des Substrates ist nur wenig kleiner als das spezifische Gewicht der Organismen, so daß unter Aufwendung geringer Energien ein Schweben sowie ausgedehnte Vertikalbewegungen ausgeführt werden können, die im Erdboden unmöglich sind, im Bereich der Atmosphäre nur von ganz wenigen Organismen, und dann nur für sehr begrenzte Zeit vollbracht werden können (z. B. Segelflug der Vögel). Andererseits ist diese Dichte aber die Grundlage für die Ausbildung sehr verschiedenartiger Bewegungstypen, die sich nur im Pelagial finden.

3. Das Substrat zeigt infolge der Dynamik der Ozeane großräumige, konstante Verschiebungen in den Meeresströmungen, lang- und kurzfristige, periodische und unperiodische Änderungen, d. h. es ist beweglich und überträgt wenigstens einen Teil seiner Eigenbewegungen auf seine Bewohner, bei denen daher in einem Umfang wie in keinem anderen Lebensbezirk passive Ortsveränderungen vorkommen.

4. Aus der Verteilung der Kontinente und Ozeane auf der Erde ergibt sich einerseits eine absolute zirkumterrestrische Kontinuität des Pelagials, andererseits die größtmögliche Nord-Süd-Ausdehnung von Pol zu Pol. Durch die großen Meeresströmungen wird die Kontinuität umfangreicher Meeresgebiete noch besonders betont.

5. Aus der räumlichen Kontinuität, dem hohen erdgeschichtlichen Alter der ozeanischen Räume und den weltweiten Austauschvorgängen des Substrates ist einerseits eine relativ große Stabilität der ökologischen Faktoren anzunehmen, andererseits ist kaum damit zu rechnen, daß sich im marinen Pelagial isolierte Räume finden, die der Erhaltung von Relikten günstig wären. Da das Faunenbild im terrestrischen und limnischen Bereich wie auch im marinen Benthos stark historisch bedingt ist, vor allem durch die Ereignisse der jüngeren Erdgeschichte, kann man in diesem Sinne die Besiedlung des Pelagials als geschichtsarm bezeichnen.

¹⁾ Wenn das limnische Pelagial einbezogen ist, wird dies besonders vermerkt, so daß hier mit Pelagial immer das marine gemeint ist.

6. Bei den Pflanzen des Pelagials fehlt jede massige Ausbildung; es sind einzellige Algen, die höchstens zu Kolonien beschränkten Umfanges zusammenzutreten, eine Erscheinung, die z. B. für die Konsumenten ersten Grades von besonderer Bedeutung sein muß, da es einfach keine Großpflanzenfresser geben kann. Außerdem ist folgendes zu beachten: Durch das Phytoplankton wird zwar der Chemismus im Pelagial weitgehend beeinflußt und auch die physikalischen Verhältnisse werden durch Trübstoffe, Gelbstoffe und Detritusbildung biogen verändert, aber die Pflanzen sind niemals Substrat für die Tiere, wie es im terrestrischen und limnischen Bereich der Fall ist. Besonders die terrestrischen Lebensräume sind ja in ihrer Struktur weitgehend durch die Vegetationsformen bestimmt (Wald, Heide, Wiese etc.), und selbst im marinen Benthos spielen in Küstennähe die bestandsbildenden Pflanzen als Substrat eine wichtige Rolle. Diese Bedeutung der Pflanzen entfällt im Pelagial.

Es ist offensichtlich, daß diese tiefgreifenden Unterschiede in der ökologischen Grundstruktur zwischen Pelagial und den anderen Lebensbezirken auch Unterschiede in der Möglichkeit einer synökologischen Gliederung bedingen, und HENTSCHEL (1936) ist der Meinung, daß die Vorstellungen aus der terrestrischen und limnischen Ökologie und der des marinen Benthos nicht wohl auf das Pelagial übertragbar seien. Er kommt zu der Auffassung: „Lebensgemeinschaft ist vielmehr ein Begriff für einen überall vorhandenen biologischen Zustand der Wassermassen,“ „Es steht im Raume des Ozeans in bezug auf diesen Zustand vollkommene Kontinuität“ (p. 314). Zu diesem Schluß wird HENTSCHEL besonders geführt durch die zahlreichen quantitativen, vor allem das Nannoplankton betreffenden Untersuchungen, in erster Linie der „Meteor“-Expedition, wobei er für einige große Gruppen auch gewisse qualitative Gesichtspunkte heranzog. Dem ist entgegenzuhalten, daß damit dem Begriff der Lebensgemeinschaft ein anderer Inhalt gegeben wird für diesen speziellen Lebensbereich. Da außerdem das Nannoplankton doch nur einen sehr kleinen Teil der Gesamtbiozönose darstellt und daher allein niemals als repräsentativ angesehen werden kann, da außerdem der Begriff der Biozönose als eines Artenverbandes neben quantitativen auch besonders qualitative Gesichtspunkte umschließt und schließlich durch Betonung des labilen Gleichgewichtszustandes noch funktionelle Zusammenhänge einbezieht, scheint eine Überprüfung der biocönotischen Betrachtung des Pelagials notwendig.

Dem von Möbius geprägten Begriff der Biozönose ist der von DAHL 1908 eingeführte Begriff des Biotops zugeordnet in dem Sinne, daß beide Begriffe Teile einer soziologischen Einheit sind. POVA (1946) betont sogar: „Problème la conception de la vie ne peut exister en dehors de celle du milieu, de même on ne peut pas concevoir un milieu en dehors de la vie“ (1). Das bedeutet aber, daß eine synökologische Betrachtung außer der Vergesellschaftung der Organismen und der Unterschiedlichkeit verschiedener Gesellschaften (Assoziationen) auch die physikalisch-chemische Differenzierung des Raumes und die Abgrenzbarkeit verschiedener Räume

heranziehen muß. Hierzu sind zeitlich und räumlich möglichst kontinuierliche Untersuchungsreihen notwendig, deren statistische Ergebnisse vielfach durch das Experiment gestützt werden können. In den meisten Fällen gibt das Experiment autökologische Kenntnisse, die aber bei genügend großem Umfange auch der Synökologie zustatten kommen können. Da im marinen Pelagial die Gewinnung kontinuierlicher Beobachtungsreihen abgesehen von einigen Küstenplätzen, großen Schwierigkeiten begegnet und da dem Experiment erhebliche methodische Schwierigkeiten entgegenstehen, ist die Basis für eine Diskussion der Synökologie des marinen Pelagials noch recht schmal.

Für die Biocönosen ist ein labiler Gleichgewichtszustand charakteristisch, der sich zwischen den Organismen untereinander sowie zwischen Organismen und abiotischen Faktoren des Milieus einstellt. Er findet seinen sichtbaren Ausdruck einerseits in den absoluten Mengen der Organismen und im gegenseitigen Mengenverhältnis der vorhandenen Arten, andererseits in der Ausprägung bestimmter Form- und Funktionstypen kurz der Lebensformen. Mit dieser Feststellung sind zwei verschiedenartige, dynamisch orientierte Gesichtspunkte in die Charakterisierung der Biocönosen aufgenommen. Der erste besagt, daß die Biocönosen Wirkungsgefüge sind, in denen die Organismen entsprechend ihrer spezifischen funktionellen Organisation auf die Gegebenheiten der Umwelt, einschließlich der übrigen vorhandenen Individuen gleicher oder verschiedener Art reagieren und gleichzeitig diese Gegebenheiten verändern. Solche Veränderungen bestehen beispielsweise im Entzug bestimmter Nahrungsstoffe aus dem Substrat, in der Abscheidung toxischer Stoffe, aber auch durch gesteigerte oder verminderte Vermehrungsziffer usw. Der zweite Gesichtspunkt dagegen setzt die Organisation der einzelnen Art in Beziehung zu den biotischen und abiotischen Faktoren, umschließt also nicht das Wirkungsgefüge der ganzen Biocönose, sondern zielt auf das Funktionsgefüge des Einzelorganismus bzw. der Art ab.

Diese dynamischen Gesichtspunkte in der Charakterisierung der Biocönosen können wohl zur Abgrenzung und Unterscheidung dienen, sie werden auch erkennen lassen, ob eine Biocönose autonom ist oder nicht, wobei unter Autonomie der Zustand verstanden wird, daß durch die vorhandenen Pflanzen mindestens so viel organische Substanz aufgebaut wird, als für die Erhaltung der Nahrungsketten notwendig ist, sie geben aber kein Werturteil ab in der Frage, ob in dem gekennzeichneten Sinne autonome Biocönosen und nichtautonome als gleichwertig anzusehen sind. Im marinen Bereich sind beispielsweise die Biocönosen der unterhalb der Vegetationszonen gelegenen Weichböden durchaus abhängig von der Zufuhr organischer Substanz aus den oberen, durchleuchteten Schichten des Benthals wie des Pelagials, denn nur dort kann ja primär durch die Photosynthese der Aufbau organischer Substanz stattfinden. Es wird aber niemandem einfallen, die Siedlungsgemeinschaften tiefer gelegener mariner Weichböden wegen dieser Abhängigkeitsbeziehungen etwa nur als Strata der in den genügend durchleuchteten Schichten gelegenen Biocönosen auf

fassen. Ähnliches wird bei Betrachtung des Tiefsee-Pelagials zu berücksichtigen sein (s. S. 14, 15). Lichtunabhängige Chemosynthese wird zwar von Bakterien und wahrscheinlich auch von den gelbgrünen Zellen HENTHELS ausgeführt, tritt aber mengenmäßig ganz zurück hinter den photosynthetischen Vorgängen.

In der synökologischen Betrachtung kommt also dem intrabiocönotischen Wirkungsgefüge eine andere Bedeutung zu als den Wirkungszusammenhängen zwischen verschiedenen Biocönosen.

Diesen Vorbemerkungen entsprechend gehe ich bei der folgenden Darstellung von drei Gesichtspunkten aus, nämlich 1. von der Verteilung und Vernetzung der Bewohner des Pelagials, 2. von der Struktur des Pelagials und seiner physikalischen wie chemischen Eigenart und 3. von den inneren Wirkungszusammenhängen. Es wird sich zeigen, in welchem Maße sich eine Kongruenz der Ergebnisse ergibt und ob daraus eine synökologische Gliederung des Gesamttraumes ableitbar ist.

Gemeinhin werden im marinen Pelagial folgende horizontale Regionen und vertikale Zonen unterschieden: Neritische und ozeanische Region; die ozeanische Region wird gegliedert in die Zonen des Epipelagials und des Bathypelagials. Damit ist also der Gesamttraum horizontal und vertikal arch gegliedert, wobei auch der horizontalen Gliederung in neritische und ozeanische Region eine Vertikalkomponente insofern zugrundeliegt, als die 200-m-Tiefenlinie die Grenze bildet. So formal diese Gliederung nach topographischen Gesichtspunkten zunächst auch scheinen mag, so zeigt eine tiefere Betrachtung doch ihre biologischen Grundlagen und gestattet es, sie zunächst zum Ausgangspunkt der weiteren Betrachtungen zu nehmen.

II. Die Verteilung der pelagischen Organismen.

Die neritische Region des Pelagials ist seewärts durchschnittlich durch die 200-m-Tiefenlinie begrenzt. Lassen wir einstweilen die formale Grenzziehung außer Betracht, so ergibt sich als räumliches Charakteristikum dieser Region die Küstennähe und der Flachmeercharakter, d. h., daß einerseits die küstennahen Gebiete der Ozeane, andererseits die Flachmeere, die Nord- und Ostsee, ebenso wie ausgedehnte Inselarchipele hierher zu rechnen sind. Die Organismenwelt dieser Region ist recht verschiedenartig zusammengesetzt. Es gehören zu ihr holopelagische neritische Formen, die ihren gesamten Lebenszyklus ausschließlich im Pelagial durchlaufen, dem Hochseepelagial jedoch als ständige Bewohner fehlen. Hierzu sind z. B. zu rechnen die Copepoden *Temora* und *Anomalocera* (vergl. MEYER 1933), unter den Diatomeen *Chaetoceras teres*, *Ch. debile*, *Ch. sociale*, *Rhizosolenia setigera*, *Thalassiosira*- und *Biddulphia*-Arten u. a. Holopelagische Formen, die sowohl im neritischen wie im ozeanischen Bezirk vorkommen, können nicht zur Charakterisierung der neritischen Region herangezogen werden. Es ist jedoch bekannt, daß einige dieser holopelagischen ozeanischen Formen ihre Entwicklung in größeren Tiefen durchlaufen, als sie in der neritischen Region gegeben sind. So sinken nach VOLTERECK 1908 die Geschlechtstiere von *Velella* auf ca. 1000 m Tiefe ab,

und erst die Conaria-Larve steigt wieder zur Oberfläche auf; nach BRAND 1895/96 wird bei den Radiolarien *Sphaerzoum* und *Collozoum* am Ende des fruktifikativen Zustandes das als hydrostatischer Apparat funktionierende extrakapsuläre Plasma abgeworfen, so daß Absinken und Schwärmerbildung in der Tiefe erfolgt; auch von der Siphonophore *Hippopodius* sind Larven in größeren Tiefen gefunden worden, und ebenso scheinen die Larven von *Phronima sedentaria* tiefer abzusinken, als der Lebensschicht der Erwachsenen entspricht. Diese Formen wird man der ozeanischen Region zurechnen müssen und sie in der neritischen Region als Gastformen oder Nachbarn zu betrachten haben, deren Vorkommen im wesentlichen durch die herrschenden Strömungen bestimmt ist. Andererseits dringen auch ozeanisch lebende Formen regelmäßig in die neritische Region ein, da sie hier ihre Entwicklung durchlaufen, wie z. B. Hering und Makrele. Den überwiegenden Anteil an der Zusammensetzung der Fauna der neritischen Region haben aber zweifellos die meropelagischen Formen, die nur einen Teil ihres Lebenszyklus im Pelagial verbringen, mit dem anderen Teil dagegen dem Benthos angehören. Hierher rechnen sowohl die zahlreichen Larven benthonischer Tiere, wie der Aktinien, Polychaeten, Bryozoen, Mollusken, Echinodermen, Fische etc., als auch die Formen, die als geschlechtsreife Tiere im Pelagial leben, mit Entwicklungsstadien aber den Benthos eigen sind, wie z. B. die meisten Medusen mit Generationswechsel oder die Cladoceren *Podon*, *Evadne* und *Penilia*. Nach den Angaben von KRAMP 1947 über die Medusen des nördlichen atlantischen Ozeans und der angrenzenden Meeresgebiete (ungefähr nördlich des 50. Breitengrades) ergeben sich tabellarisch zusammengefaßt folgende Verhältnisse:

Tabelle 1.

Verteilung der holo- und meropelagischen Medusen im Flachwasser- und Tiefwassergebiet des nördl. atlant. Ozeans (zusammengestellt n. Angaben von KRAMP 1947).

Region	Gebiet	Artenzahl gesamt	holopelagische		meropelagische	
			Zahl	%	Zahl	%
Flachwasser	Nordsee + Skagerrak	73	2	ca. 3	71	ca. 97
	Englischer Kanal	68	4	ca. 6	62	ca. 94
	brit. Inseln atlant. Küsten	68	5	ca. 8	63	ca. 92
Tiefwassergebiet nördl. 50° n. Br.		32	21	ca. 66	11	ca. 34

Aus dieser Aufstellung ergibt sich eindeutig, daß zwischen dem ozeanischen Tiefwassergebiet und den Flachwassergebietern grundlegende Unterschiede im prozentualen Anteil der holo- und meropelagischen Formen bestehen. Dabei sind in den 11 meropelagischen Formen der ozeanischen Region 6 enthalten, die als neritisch anzusehen sind, dem eigentlichen

oceanischen Pelagial also fremd sind, während die restlichen 5 Arten bathypelagisch nur in der Nähe des Kontinentalsockels vorkommen und deren meropelagische Natur daher nur vermutet werden kann. Unter Ausschaltung dieser Formen aus dem eigentlichen ozeanischen Pelagial erhöht sich dessen Prozentsatz an holopelagischen Formen auf 100.

Gleichzeitig scheint damit ein weiterer Hinweis gegeben. Wenn sich nämlich bestätigt, daß auch im Pelagial der Tiefsee die Zusammensetzung der Fauna in der Nähe der Kontinentalsockel verschieden ist von der der tiefen Tiefsee, so wäre damit eine gewisse Kontinuität der Fauna der bodennahen Wasserschichten allgemein gegeben. Das zur Verfügung stehende Beobachtungsmaterial reicht jedoch zu weiteren Schlußfolgerungen nicht aus.

Es ist klar, daß diese meropelagischen Formen umgekehrt wie die ozeanischen mit Strömungen aus der neritischen Region in die ozeanische verfrachtet werden können, doch darf man sie dort nicht zum autochthonen Artenbestand rechnen.

Besonders wichtig erscheint die Folgerung von EINARSSON 1945 aus einer zusammenfassenden Darstellung der Beobachtungen von LEBOUR 1926, ROOST 1934, 1935, 1939, RUSTAD 1934 und JOHN 1936, daß bei den neritischen Amphipausiaceen sowohl im Kalt- als auch im Warmwassergebiet eine größere Variabilität in der Zahl der Entwicklungs- und Häutungsstadien sogar innerhalb einer Art besteht als bei den ozeanischen Formen, bei denen größere Einheitlichkeit vorhanden ist. Die Gründe für dieses unterschiedliche Verhalten sind einstweilen noch unklar.

Aus diesen Hinweisen, die sich durch zahlreiche weitere Beispiele belegen lassen, ergibt sich, daß in der Zusammensetzung des Artenverbandes der neritischen Region ganz charakteristische Züge vorhanden sind, und zwar sowohl positive (besonders in den meropelagischen Formen), als auch negative (Fehlen mancher ozeanischer Formen). Die hohe Eigenart der neritischen Fauna erklärt sich daraus, daß ein enger Kontakt mit dem Benthos gegeben ist, doch kann man keinesfalls von einer Mischfauna sprechen. Das Aufsteigen benthonischer Tiere ins Pelagial in täglichem oder jahreszeitlichem Rhythmus, wie es von Copepoden, Ostracoden, Amphipoden u. a. (s. S. 15) bekannt ist, fügt dem biologischen Bilde der neritischen Region allerdings einen Zug bei, der als Mischcharakter gelten muß, der eigentlichen Zusammensetzung gegenüber aber nicht besonders ins Gewicht fällt. Zur Abgrenzung der neritischen gegen die ozeanische Region des Pelagials könnten quantitative Untersuchungen über den proportionalen Anteil der meropelagischen Formen gegenüber den holopelagischen herangezogen werden, so daß sich aus den Zahlenwerten für die Konstanz, Frequenz und Dominanz (vergl. TISCHLER 1948, 1950) eine Trennung beider Regionen ergeben würde. Dabei ist allerdings mit einer relativ breiten Übergangszone zu rechnen, doch steht uns dafür noch zu wenig Vergleichsmaterial zur Verfügung.

Die ozeanische Region wird vertikal, wie erwähnt, in eine durchleuchtete Stufe = Epipelagial und eine undurchleuchtete Stufe = Bathypelagial ge-

gliedert, wobei die Tiefenlage der Grenzzone nicht einheitlich, durchschnittlich aber mit 200 m anzusetzen ist. Das Epipelagial ist durch die Entwicklung des taxonomisch reich gegliederten Phytoplanktons, durch ein spezifisches Zooplankton sowie Nekton gekennzeichnet. Das Phytoplankton ist in seiner Existenz an die durchleuchtete Stufe gebunden, da es nur hier die Grundlage seiner Existenz, das Licht, für die Photosynthese findet. Einzelne Diatomeen und Coccolithophoreen werden auch in größeren Tiefen gefunden (nach HENTSCHEL 1936, p. 225 bis > 1000 m), doch können sie hier nicht mehr als autochthoner Bestandteil angesprochen werden. In etwa größerer Häufigkeit, vor allem aber regelmäßiger treten in den Tiefen die olivgrünen Zellen auf, die aber wahrscheinlich heterotroph sind und deren Zahl gering ist (ca. 50 pro 1000 ccm in 1000 m Tiefe). Da sie auch in durchleuchteten Schichten unterhalb 50 m gefunden werden, spielen sie bei der Unterscheidung von Epi- und Bathypelagial keine Rolle. Unterhalb der für die Photosynthese ausreichend durchleuchteten obersten Zone des ozeanischen Pelagials setzt also durch Ausfall des Phytoplanktons ein grundsätzlicher Wandel in der artenmäßigen Zusammensetzung ein, der darüber hinaus auch zahlreiche Tiere betrifft. Dieser Wandel geht so weit, daß sich Epi- und Bathypelagial durch systematische Kategorien vom Range der Ordnungen voneinander unterscheiden. So sind von den Heteropoden bisher überhaupt keine Vertreter im Bathypelagial bekannt geworden, dagegen sind pelagische Nemertinen in großer Zahl sowie die pelagischen Holothurien nur für das Bathypelagial angegeben, und bei Fischen wie Tintenfischen ist die Tiefseefauna durch zahlreiche Gattungen und Familien charakterisiert (vergl. besonders CHUN 1903, BRAUER 1906/08, PARR 1927.29, BEEBE 1933 ff., GÜNTHER u. DECKERT 1950). Außerdem bestätigt sich auch für das Bathypelagial die im Benthos der Tiefsee gemachte Beobachtung, daß die bathypelagischen Gattungen vielfach mono- oder oligotypisch sind. So führt KRAMP (l. c. p. 63) als monotypische Medusengattungen an: *Atolla*, *Periphylla*, *Aeginura*, *Colobonema* und *Halicreas*; als oligotypische mit einer kosmopolitischen und einer oder mehreren beschränkt verbreiteten Arten *Pantadeon* und *Botrynema*, denen nur drei Gattungen mit etwas größerer Artenzahl gegenüberstehen. Aus der Zusammenstellung von COE 1944 ergibt sich bei den ausschließlich bathypelagisch lebenden Nemertinen, daß von 22 Gattungen 11 monotypisch sind, von denen drei je einer monotypischen Familie angehören. Sechs Gattungen enthalten je 2 Arten, 4 Gattungen sind mit je 3 Arten vertreten, und nur eine Gattung ist mit 7 Arten stärker aufgespalten. Die Tiefseegattung *Nebaliopsis* der Leptostraken ist monotypisch wie auch die Ostracodengattung *Gigantocypris*; die Tiefsee-Copepodengattung *Cephalophanes* ist in zwei Arten bekannt, deren Abgrenzung aber nicht ganz sicher zu sein scheint. Zu der von CHUN 1903 aufgestellten Appendicularien-Gattung *Bathochordaeus* machte GARSTANG 1936 erst eine zweite Art bekannt. Für eine endgültige Beurteilung der Situation reicht aber auch hier das Beobachtungsmaterial nicht aus, zumal ja der Materialgewinnung größte Schwierigkeiten entgegenstehen und eine systematische Zusammenfassung z. B. der Fische und Cephalopoden noch fehlt.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß in der Zusammensetzung der Artenverbände des Epi- und Bathypelagials grundlegende Unterschiede bestehen. Die Frage der Abgrenzbarkeit beider Schichten gegeneinander meint einerseits leicht zu sein durch eine untere Grenze der Belichtung, der sich Assimilation und Dissimilation der Phytoplankter die Waage halten (Kompensationspunkt), unterhalb deren also keine Produktion imärer Nahrung mehr stattfindet. Andererseits ist die Abgrenzung schwierig, weil zahlreiche bathypelagische Tiere Vertikalwanderungen ins Epipelagial ausführen, weil viele mit ihrer Hauptmenge im Epipelagial vorkommenden Tiere bis ins Bathypelagial reichen, und weil, wie oben erwähnt, die Entwicklung vieler Tiere in einer anderen Tiefenzone verlaufen kann, als es dem Lebensbereich der erwachsenen Formen entspricht (vergl. auch WELSH, CHAGE und NUNNEMACHER 1937).

Sowohl im Epi- als im Bathypelagial sind unterschiedliche vertikale Stufen zu beobachten, und es sind verschiedene Versuche zu einer natürlichen Gliederung gemacht worden (z. B. CHUN 1887/89, LO BIANCO 1904, RECKER 1908), in denen physikalische Eigenschaften des Milieus und biologische Erscheinungen parallelisiert wurden (Tab. II).

Tabelle 2.

Tiefe m	Licht- verhältnisse	Bezeichnung des Planktons	Haupt- Radiolarien	Sonstiges
0—100	polyphot	Phaeoplankton	Polycytharien	assimil. Pflanzen
100—4/500	mesophot	Knephoplankton	Challengeridae	untere Grenze herbivorer Tiere
500—1500	oligophot	Scotoplankton	Tuscaroridae	Photoplatten noch geschwärzt
> 1500	aphot	Nyctoplankton	Pharyngellidae	

Es ist klar, daß die Verhältnisse mit der geographischen Breite stark wechseln (s. S. 18). Hinweise auf derartige vertikale Stufen sind weiterhin folgende Feststellungen. Im Epipelagial ist die Grenzschicht Wasser/Luft, die nach REMANE 1940 als Pleustal bezeichnet werden kann, wenigstens in tropischen und subtropischen Gebieten durch einige spezifische Gattungen gekennzeichnet: die Siphonophoren *Physalia* und *Velella*, die Mollusken *Nautilina* und *Claucus* sowie die Hemiptere *Halobates*. Das Phytoplankton zeigt eine Maximalentwicklung in den oberen 100 m, die olivgrünen Algen sind bei ca. 200 m maximal ausgebildet, und das Nannoplankton zeigt bei etwa 100 m eine sprunghafte Einengung der Individuenzahlen, wobei die Zahlen nur angenäherte Durchschnittswerte sind. Im Bathypelagial wird seit langem eine obere und eine untere bathypelagische Zone unterschieden (vergl. EKMAN 1935), ohne daß eine bestimmte Grenzsetzung bisher möglich wäre, da das vorliegende Material noch viel zu gering ist. Besonders lückenhaft ist natürlich unsere Kenntnis von den Verhältnissen in den bodennahen Schichten der Tiefen, vor allem in bezug auf

die Frage, ob sich auch dort wie im neritischen Bezirk aus dem Kontakt mit einem anderen Substrat eine spezifische Zusammensetzung der Fauna ergibt.

Das Epipelagial zeigt auch in horizontaler Richtung Differenzierungen, die verschiedene Versuche einer kartographischen Gliederung des Atlantischen Ozeans veranlaßten (vergl. MEISENHEIMER 1905, HENTSCHEL 1936, 1941, FRIEDRICH 1950 b), für die allerdings ganz verschiedene Ausgangspunkte gewählt wurden. Allgemein wird ein Warmwasserpelagial der Tropen und Subtropen den Kaltwassergebieten der Polargebiete gegenübergestellt, zwischen die sich Übergangszonen einschieben. Das tropisch-subtropische Warmwassergebiet ist durch einen wohlcharakterisierbaren Artenreichtum gekennzeichnet; hierher gehören die oben genannten Bewohner des Planktons, zahlreiche Polychaeten, bei denen die Zahl der Gattungen von der Tropen zum südpolaren Gebiet um ca. 80 % abnimmt, die gesamten Heteropoden, die Pyrosomen, die fliegenden Fische, unter den Copepoden beispielsweise die Sapphirinen, bei den Radiolarien die Acanthometriden, im Phytoplankton die Coccolithophoreen. Auch in allen anderen Gruppen finden sich weitere spezifische Warmwasserarten und -gattungen, so daß dieses Gebiet durch zahlreiche positive Merkmale gekennzeichnet ist.

Ihm steht das Gebiet der polaren Hochsee gegenüber, das seine deutlichste Ausprägung im antarktischen Bereich gefunden hat, da die polare Hochsee der Nordhalbkugel durch die Kontinente mit den ihnen angelagerten Flachseegebieten stark eingengt ist und außerdem weitgehend von Eis bedeckt wird. Dem polaren Epipelagial fehlen einerseits zahlreiche Arten, Gattungen, Familien und höhere systematische Kategorien des Warmwasserpelagials, andererseits sind ihm eine Reihe besonderer Formen eigentümlich. Unter den Phytoplanktonen sind hier die Diatomeen sowohl in der Artenentfaltung als in ihrem quantitativen Auftreten charakteristisch. Im Nekton ist die Häufung der Großkonsumenten besonders auffällig, wie sie in Fischen, Walen und Robben gegeben sind. *Calanus acutus* und *Calanoides finmarchicus* sind typische Copepoden der antarktischen bzw. arktischen Gebiete und zeigen teilweise überraschende Massenentwicklung. Ähnliche Beobachtungen liegen für Euphausiaceen und andere vor, so daß auch hier ein zwar wesentlich artenärmerer, jedoch gut charakterisierbarer Artenverband vorhanden ist.

III. Die Gliederung des Pelagials nach Mileufaktoren

Im Rahmen einer Diskussion der Synökologie des Pelagials ist notwendigerweise folgende Frage zu stellen: Lassen sich in diesem Raum, zunächst ganz abgesehen von den Nebenmeeren, auf Grund der physikalischen und chemischen Gegebenheiten bestimmte Regionen und Zonen gegeneinander abgrenzen, und können die hier in Erscheinung tretenden Grenzsichten auch als biologisch wirksame Grenzen angesehen werden? Diese Frage ist deshalb sehr schwierig zu beantworten, weil das Milieu dieses Raumes eine außerordentliche Kontinuität, auch in zeitlicher Hinsicht, besitzt, so daß hier historische Gesichtspunkte, verglichen mit län-

schen und terrestrischen Räumen, nur eine untergeordnete Rolle spielen. Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich aus der Tatsache, daß der von der Ozeanographischen Forschung angelegte Maßstab der Genauigkeit in der Bestimmung der Faktoren, z. B. beim Salzgehalt auf 0,01 ‰, vielfach innerhalb der normalen Reaktionsbreite der Organismen liegt. Da sich aber an vielen Stellen verschiedene Faktoren gleichzeitig, wenn auch um relativ geringe Beträge, ändern, besteht durchaus die Möglichkeit kombinierter Wirkung verschiedener unterschwelliger Faktorenänderungen. Diesen Gedanken bringt in etwas spezieller Fassung auch NÜMANN 1941 p. 58 in folgendem zum Ausdruck: „Es ist nun denkbar, daß die Verhältnisse in Gewässern mit verschiedenem pH usw. verschieden liegen und z. B. daß das Phosphat kombiniert mit einem anderen Faktor (der an sich kein Nährstoff ist) erst zu einem Minimumstoff wird.“ HUTCHINS 1947 p. 330 äußert sich im gleichem Sinne, wenn er einer bestimmten grenzsetzenden Isotherme einen symbolischen Wert zuspricht, da sie das Vorhandensein verschiedener Faktorenkombination anzeigt, und in derselben Richtung liegt die Beobachtung von TÄNING 1948, daß die Brut von *Sebastes marinus* an Wassertemperaturen von 8 bis 9° gebunden ist, aber nur dort auftritt, wo diese Wassertemperaturen höchstens 200 m tief liegen. Hier scheinen also Temperatur und Tiefe gewissermaßen symbolischen Wert für eine bestimmte Faktorenkombination zu haben. Über die ökologische Bedeutung synchroner Variation verschiedener Faktoren sind wir noch sehr unzureichend unterrichtet. Als die wichtigsten ökologisch wirksamen Faktoren des gesamten Raumes des Pelagials sind anzusehen: Belichtung, Temperatur, Salzgehalt, O₂- und CO₂-Gehalt, Dichte, Druck, Strömungen, Minimumstoffe u. a., und zwar sind einerseits die Mittelwerte, andererseits die Extremwerte in kurz- und langfristigen Störungsperioden zu berücksichtigen. Eine eingehende Darstellung dieser Verhältnisse käme einer allgemeinen Ozeanographie und Hydrographie gleich (vergl. SVERDRUP, JOHNSON und FLEMING 1946), so daß hier nur skizzenhaft die Gegebenheiten des Atlantischen Ozeans dargestellt sein können. Zunächst sei erwähnt, daß die „Tiefe“ nicht ein definierbarer ökologischer Faktor ist (vgl. FRIEDRICH 1950 a), da sich mit der Tiefe verschiedene Faktoren ändern, vor allem Belichtung, Temperatur und Druck, und daß wir sagen könnten, welcher von diesen nun tatsächlich ein- oder ausschneidend oder grenzsetzend wirkt. Abgesehen davon besteht überhaupt noch keine Vorstellung über die ökologische Bedeutung des Druckes in größeren Tiefen. Die im Bereich der Autökologie vielfach verwandten Bezeichnungen „eurybath“ und „stenobath“ sind also den entsprechenden Termini „eurytherm“, „euryhalin“ etc. nicht ohne weiteres gleichzusetzen, da die letztgenannten sich ja auf einen einzelnen analysierbaren Faktor beziehen. Die zahlreichen Beobachtungen über Submergenz- und Emergenzerscheinungen sowohl im marinen Pelagial (s. S. 12, 13) als auch im Benthal (vergl. EKMAN 1935, REMANE 1940, BRATTSTRÖM 1941) sind hierfür deutliche Beispiele.

Das in das Wasser eindringende Licht erleidet durch Reflexion und Absorption sehr schnell derartige Veränderungen quantitativer und qualita-

Tafel 1





neiden, die durch eine Grenzschicht von 5 bis 10° C, in der eine enge Umwandlung der Isothermen vorliegt, getrennt sind. Die Warmwassersphäre liegt im Atlantischen Ozean eine gewisse Asymmetrie zum Äquator und umfaßt die tropisch-subtropischen Gebiete. Mit ca. 800 und 300 m Mächtigkeit hat sie in etwa 30° N und 30° S ihr Maximum, ist am Äquator dagegen infolge der besonderen dynamischen Verhältnisse und infolge der Energie und Ausbildung einer starken Sprungschicht am geringsten ausgebildet.

Den Mittelwert für die Oberflächentemperatur des Atlantischen Ozeans zwischen 70° N und 65° Süd berechnete BÖHNECKE 1936 auf $16,8^{\circ}$ C, wobei der Nordatlantische Ozean mit $20,1^{\circ}$ C gegenüber dem Südatlantischen mit $11,1^{\circ}$ C einen großen Wärmeüberschuß aufweist. Schon aus dem Verlauf der von BÖHNECKE gegebenen Kurven ist ersichtlich, daß die horizontalen Temperaturgradienten selbst in den Zonen-Mittelwerten nicht überall gleich groß sind, sondern daß Gebiete mit großen horizontalen Temperaturunterschieden solchen mit geringen Unterschieden gegenüberstehen. Im einzelnen stellt BÖHNECKE dar, daß dem Antarktischen Kontinent ein großes Kaltwassergebiet mit Temperaturen zwischen 0° bis $-1,5^{\circ}$ C vorgelagert ist, das auf etwa 50° S von einer Zone mit starkem Temperaturanstieg begrenzt ist: Während von 60 nach 50° S das Jahresmittel um $3,2^{\circ}$ C ansteigt, beträgt dieser Anstieg von 50 nach 40° S $7,5^{\circ}$ C, von 40 nach 30° S $4,9^{\circ}$ C und von 30 nach 20° S nur noch $1,9^{\circ}$ C. Es ist also eine Berührungszone zwischen dem kalten Polarwasser und den wärmeren Wassermassen vorhanden, die sich in den langfristigen Mittelwerten ausdrückt, im Einzelfall aber wesentlich stärker ausgeprägt ist als in den Zonen-Mittelwerten. Diese Zone wird allgemein als Polarfront bezeichnet, ihr Verlauf ist durch zahlreiche Beobachtungen sichergestellt. Der fast zonal verlaufenden antarktischen Polarfront mit klarer Kartenlage entspricht eine mehr meridional gerichtete arktische (Tafel 1), deren Verlauf infolge der andersartigen Verteilung von Kontinenten und Meeren auf der Nordhalbkugel komplizierter, stärker variabel und daher in jedem Falle neu festzulegen ist. An der Polarfront steigt auf einer Strecke von noch nicht einem Breitengrad die mittlere Wassertemperatur in einem Sprung von 2° auf $5,5^{\circ}$ C an. Im Südatlantischen Ozean folgt weiter nördlich auf etwa 38 bis 40° S eine weitere Zone hoher Temperaturgradienten, die „subtropische Grenze“, wo die Temperaturen 13 bis 16° C erreichen. Wie an der antarktischen Polarfront und an der subtropischen Grenze die jahreszeitlichen Schwankungen nur gering. Im Nordatlantischen Ozean liegen westlich 45° W Polarfront und subtropische Grenze nahe beisammen und werden durch die Berührungszone von Labrador- und Golfstrom gebildet; ostwärts von 45° W divergieren sie dagegen sehr stark, im Sommer durch Nordwärtsverschiebung der Polarfront noch mehr als im Winter.

Eine genaue Analyse der auftretenden Temperaturextreme würde hier weit führen, doch ergibt sich aus der Tabelle 9 bei BÖHNECKE die folgende Übersicht (Tabelle III), aus der hervorgeht,

Tabelle 3.

Zone	0—10° S	10—20° S	20—30° S	30—40° S	40—50° S	50—60° S
Differenz der angegebenen Extremwerte	4,7° C	5,9° C	6,9° C	10,5° C	11,4° C	6,2° C

daß in der Zone 30 bis 50° S wesentlich größere Temperaturschwankungen auftreten als in den äquator- und polwärts davon gelegenen Gebieten.

Diese skizzenhafte Charakterisierung der mittleren zonalen Temperaturverteilung im Atlantischen Ozean zeigt, daß an Hand der Scharung von Isothermen verschiedene Gebiete thermisch gegeneinander abzugrenzen sind. Den Grenzzonen kommt zweifellos eine biologische Bedeutung zu, da die mittleren horizontalen Temperaturgradienten von über 3° C auf relativ geringer Strecke wesentlich schärfere Unterschiede im Einzelfall entsprechen. Im Epipelagial lassen sich so die polwärts von den Polarfronten gelegenen Gebiete von denen zwischen Polarfront und subtropischer Grenzzone unterscheiden, und das zwischen den beiden subtropischen Grenzzonen befindliche Gebiet erscheint recht einheitlich und gut charakterisiert. In bezug auf die Differenzierung zwischen Epi- und Bathypelagial gibt die Temperatur anscheinend nur im tropisch-subtropischen Bereich eine Handhabe, da die Kaltwassersphäre sich kontinuierlich von der Oberfläche der hohen Breiten in die Tiefe der niederen Breiten fortsetzt.

Der Salzgehalt der Oberflächenschichten des Atlantischen Ozeans zeigt ebenfalls Differenzierungen, die eine Variationsbreite von < 30 bis > 37 ‰ umfassen, wobei die Verhältnisse vor den großen Flußmündungen nicht berücksichtigt sind. Wenn diese Variation als solche für die meisten marinen Organismen wahrscheinlich auch durchaus im Bereich des Erträglichen liegt, so sind doch zwei wesentliche Gesichtspunkte zu beachten. Zunächst ergibt sich, daß in den polaren Gebieten der Salzgehalt etwas geringer ist als in den tropisch-subtropischen Gebieten. Wir wissen zunächst nichts darüber auszusagen, welchen Einfluß die Kombination verringerter Salzgehaltes mit niedriger Temperatur und höheren Salzgehaltes mit hoher Temperatur auf die Organismen ausübt und wo sich etwa in der Skala der Kombinationen physiologische Schwellen ergeben. Zum anderen bewirkt Salzgehalt und Temperatur die Dichte des Wassers. Diese aber ist von Bedeutung für das Schwebevermögen, wirkt also direkt auf die Organismen sowie auf den Detritusgehalt; außerdem ist die Dichteverteilung wesentliche Ursache für die vertikalen Austauschvorgänge der Wassermassen. So sinkt z. B. an den Polarfronten das kalte, schwere Polarwasser in die Tiefe ab und bildet im Südatlantischen Ozean eine weit nach Norden reichende Zwischenschicht antarktischen Wassers, die sich nach geographischer Herkunft und biologischer Geschichte von den über- und unterlagernden Wassermassen unterscheidet. Noch größere vertikale Absinkvorgänge an antarktischen Kontinentalabfall bewirken das Zustandekommen des ant

ktischen Bodenstromes, und das aus der Straße von Gibraltar austretende zreiche Tiefenwasser ist durch den Atlantischen und Indischen Ozean zu rfolgen. Im Bereich der tropischen Warmwassersphäre verhindert die chtesprungschicht, die in der äquatorialen Zone den Charakter einer errsicht annimmt, ein Übergreifen der turbulenten Vermischungsvor- nge auf die unter ihr gelegenen Schichten.

Mit diesen Erscheinungen sind aber zwei wichtige Voraussetzungen für e Ausbildung spezifischer Organismenwelten gegeben, denn die Ver- schung von Wassermassen verschiedener Herkunft ist wesentlich ge- ger, als zunächst anzunehmen ist, und damit gewinnt die biologische eschichte der Wassermassen und Wasserkörper, auf die besonders KAS 1939 und FRASER 1939 hingewiesen haben (s. S. 27), ihre besondere eutung.

In den höheren Breiten südlich 60° S und nördlich ca. 50° N handelt es h im westlichen Teil des Atlantik bei dem Absinken in erster Linie um reszeitlich bedingte Vertikalkonvektionen. Hier bilden sich im Sommer olge der Erwärmung der Oberflächenschichten thermische Sprung- ichten aus, die einen Austausch nach der Tiefe erschweren oder un- öglich machen, die aber im Winter wieder verschwinden, da bei der nterlichen Abkühlung eine Durchmischung mit den tieferen Wasser- ichten erfolgt. Dieser Vertikalaustausch ist biologisch deshalb besonders htig, weil er weitgehend für die Erneuerung der mineralischen Nähr- offe des Phytoplanktons verantwortlich ist. Im äquatorialen Gebiet da- gen fehlen diese tiefgreifenden Vertikalkonvektionen, da sich hier eine eitgehend stabile thermohaline Sprungschicht findet, die einen Vertikal- austausch verhindert und wahrscheinlich auch für das im folgenden zu be- reichende O_2 -Minimum verantwortlich ist. In diesen Gebieten spielt das tquellende Tiefenwasser im Küstenbereich und an Divergenzlinien eine tscheidende Rolle für die Versorgung der Oberflächenschichten mit Nähr- offen.

Kurz hingewiesen sei noch auf die Unterschiedlichkeit in den Haupt- htungen der Oberflächenströmungen. Während im Gebiet der Breiten dlich 40° S in erster Linie von W nach O gerichtete Strömungen vor- nden sind, verlaufen diese im äquatorialen Bereich von O nach W. In m zwischenliegenden Gebiet sind die Strömungen schwächer; die Be- hrungszone beider Hauptstromrichtungen wird als subtropische Konver- nz bezeichnet. Vor dem amerikanischen, afrikanischen und europäischen ontinent sind die Küstenbereiche von meridional gerichteten Strömungen herrscht. In den Oberflächenschichten sind also, trotz der Austauschvor- nge, gegeneinander abgrenzbare Stromsysteme vorhanden, welche die undlage für eine verschiedenartige biologische Geschichte der Wasser- assen abgeben. Das kommt besonders zum Ausdruck in den großen eanischen Zentralgebieten, die von den Hauptströmungen umschlossen d. Auch in den Tiefen sind im Zwischen-, Tiefen- und Bodenstrom gegeneinander abgrenzbare Ströme größten Ausmaßes vorhanden, in denen e physikalischen und chemischen Eigenschaften der Wassermassen biolo-

gisch wohl weniger bedeutsam sind als vielmehr ihre ganz verschiedenen Herkunft.

In der Dynamik der Ozeane spielt eine besondere Rolle die dynamische Bezugsfläche, die „Nullschicht“, in der praktisch keine Strömung vorhanden ist. Während diese Nullschicht in den niederen Breiten etwa in der Mittelachse des Atlantischen Ozeans bis an die untere Grenze der Warmwassersphäre (etwa 8°C) aufsteigt, liegt sie in den polaren und subpolaren Zonen in ca. 2000 bis 3000 m Tiefe. In den höheren Breiten reichen die Konvektionsvorgänge bis zu ihr hinab. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß diese Nullschicht bei genauerer Kenntnis des Vorkommens der Organismen in der Abgrenzung zwischen Epi- und Bathypelagial einmal eine Rolle spielen oder für eine Vertikalgliederung des Bathypelagials von Bedeutung sein kann.

Die horizontale Verteilung des O_2 -Gehaltes zeigt in 0 und 25 m Tiefe nur geringe Verschiedenheiten: von 8 ccm/l in den Breiten südlich 60° nimmt er auf weniger als 5 ccm/l in den niederen Breiten ab, wobei die Isolinien für 8 ccm/l auf ca. 60°S , die für 7 und 6 ccm/l eng geschar zwischen 40 und 50°S liegen. Von 50 m Tiefe ab machen sich stärkere horizontale Differenzen bemerkbar, da hier schon ein in mittleren Tiefen ausgebreitetes O_2 -Minimum unter der Warmwassersphäre in Erscheinung tritt. Dieses, besonders in der Osthälfte und in der Mitte des Atlantik ausgeprägte O_2 -Minimum zeigte Werte unter 1 ccm/l, während z. B. auf 300 m Tiefe die Maximalwerte auf 50°S bei 6,5 ccm/l liegen.

Nicht nur in den Absolutwerten, sondern auch in den Sättigungsprozenten finden sich derartige Differenzierungen: in den obersten Schichten variieren diese nur zwischen ca. 100 und ca. 90%, im Bereich des O_2 -Minimums dagegen, z. B. auf 300 m Tiefe, zwischen ca. 90 und ca. 10%. Sie zeigen also sehr erhebliche Differenzen im Gesamttraum des Südatlantischen Ozeans, wobei von unserem Gesichtspunkt aus gesehen die Scharung der Isolinien in den Oberflächenschichten zwischen 40 und 50°S und in den tieferen Schichten der niederen Breiten zwischen ca. 150 und 500 m besonders bedeutungsvoll erscheint, weil ja eine Scharung von Isolinien sprunghafte Änderung der Faktoren auf engem Raum repräsentiert.

Die gute Versorgung der atlantischen Tiefen mit O_2 beruht auf den großen Absinkvorgängen in den arktischen und antarktischen Gebieten.

Für die Verteilung des CO_2 -Druckes gilt ähnliches wie für die O_2 . An der Oberfläche schwankt der CO_2 -Druck zwischen ca. 2,5 und ca. 4×10^{-4} Atm., ohne daß sich besondere Bezirke herausheben. Schon in 100 m Tiefe dagegen ist außer einer Erhöhung des allgemeinen Durchschnittes im Ostteil des südatlantischen Raumes in den niederen Breiten eine Steigerung auf 9×10^{-4} Atm. festzustellen, die in 400 m Tiefe auf ca. 12×10^{-4} ansteigt. Auch hierbei treten ausgesprochene Scharungen der Isolinien hervor. In größeren Tiefen wird der CO_2 -Druck dann wieder geringer und zeigt gleichmäßigere Verteilung.

Über das Zustandekommen des O_2 -Minimums und CO_2 -Maximums hat sich besonders WATTENBERG 1939 eingehend geäußert, wonach die Zufuhr

gestorbener organischer Substanz und die damit in Zusammenhang stehende Entwicklung von Bakterien und olivgrünen Zellen die wirksamen Faktoren sind, deren Wirkung nicht durch vertikale oder seitliche Austauschvorgänge ausgeglichen wird (vergl. auch WÜST 1935 und DIETRICH 1936). In den tieferen Schichten geben für die O_2 -Verteilung aber zweifellos die vorwiegend horizontalen Austauschvorgänge den Ausschlag.

Auf die Verteilung der besonders für das Phytoplankton wichtigen mineralischen Nährstoffe und deren Ursache glaube ich hier nicht näher eingehen zu müssen, da sich hierzu HENTSCHEL verschiedentlich eingehend äußert hat.

Nach den angeführten physikalischen, dynamischen und chemischen Gegebenheiten läßt sich zusammenfassend folgendes feststellen: Besonders deutlich abgegrenzt ist ein Warmwassergebiet, das im Südatlantischen Ozean die Oberflächenschichten bis 40° S hin einnimmt. Nach Süden anschließend, bis ca. 60° reichend, ist an der Oberfläche eine Zone mit deutlicher Scharung verschiedener Isolinien ausgebildet, in der außerdem verschiedene Vertikalbewegungen der Wassermassen in Erscheinung treten. Südlich 60° S ist eine relativ einheitliche Kaltwasserzone ausgebildet. Dieser mit wünschenswerter Deutlichkeit im südatlantischen Raum ausgeprägten Differenzierung entsprechen ähnliche Verhältnisse im Nordatlantik, wogegen hier die besonderen morphologischen Gegebenheiten und damit zusammenhängend die Strömungen, insbesondere das Golfstromsystem, eine Abänderung in der Linienführung bedingen. Auch in den beiden anderen Ozeanen lassen sich ähnliche Differenzierungsmöglichkeiten erkennen.

Die vertikale Gliederung tritt besonders deutlich in Erscheinung im Bereich des Warmwassergürtels, wo Temperatur, Dichte, O_2 - und CO_2 -Gehalte so deutliche Bündelung der Isolinien zeigen, daß an einer ausgesprochenen Grenzzone in 200 m bis 500 m Tiefe nicht zu zweifeln ist. In den höheren Breiten erscheint die vertikale Gliederung weniger ausgesprochen, da sich die an der Polarfront absinkenden Wassermassen mit, biologisch gesehen, geringfügigen Änderungen ihrer Eigenschaften in dem Zwischenwasser kontinuierlich von der Oberfläche bis in größere Tiefen verfolgen lassen. Zwei grundlegende Faktoren, nämlich Licht und Druck, müssen dabei leider noch unberücksichtigt bleiben.

In welchem Maße auch in kleineren Räumen die hydrographische Differenzierung möglich ist, hat in jüngster Zeit DIETRICH 1950 für Nord- und Ostsee gezeigt. Es wäre sicher lohnend, dieser Gliederung auf hydrographischer Grundlage eine solche vom rein biologischen Gesichtspunkt aus gegenüberzustellen. Derartige kleinräumige Differenzierungen im pelagial wird man aber kaum noch als selbständige Biocönosen bezeichnen können.

IV. Biocönotische Wirkungszusammenhänge.

Es wurde einleitend darauf hingewiesen, daß mit der Betonung des stabilen Gleichgewichtszustandes als eines Charakterzuges der Biocönosen ein dynamischer Gesichtspunkt in die synökologische Betrachtung ein-

geführt sei. CASPERS (l. c. p. 58-59) hält eine solche Betrachtung in der Synökologie einerseits für bedenklich, weil sie „zum Verschwinden der Einheiten“ führt, andererseits sei sie nützlich, weil sie „uns die Verknüpfung im Gemeinschaftsleben der Erde erst in ihrer Vielfältigkeit klarmacht.

Außerdem weist CASPERS auch auf folgendes hin: „... , wenn ein völliger verschiedener Arten- und Gattungsbestand vorhanden ist, lassen sich doch die Lebensformtypen eines Biotops in Deutschland und in Ostasien ohne weiteres parallelisieren und damit die Isobiocönosen ermitteln.“ Da der Begriff der Lebensformtypen ein starkes funktionelles Moment enthält (vergl. REMANE 1943), ist mit dem Hinweis auf die Lebensformtypen auch bei CASPERS der zweite dynamische, eingangs erwähnte Gesichtspunkt berücksichtigt.

Im marinen Pelagial sind als autochthone Nahrungsproduzenten nur die Phytoplankter vorhanden, deren Existenz, wie erwähnt, vom Vorhandensein ausreichender Licht- und Mineralstoffmengen abhängig ist. In folgedessen nimmt mit der Tiefe, also mit schwindendem Licht, unterhalb des Kompensationspunktes auch die relative Zahl der herbivoren Tiere ab, die der karnivoren zu. Bei Herbivoren und Karnivoren ist nun im Zusammenhang mit der Verschiedenartigkeit der Nahrung der Bedarf an Nahrungsmenge und die Physiologie des Nahrungserwerbs sowie der Verdauung verschieden. Die Wirkungszusammenhänge innerhalb der durchleuchteten Stufe sind also von denen der nicht durchleuchteten Schichten durchaus verschieden, allein auf Grund des Vorhandenseins bzw. Fehlens der primären Nahrungsproduzenten. Hinzu kommt, daß im oberen Pelagial die Bakterienflora offenbar eine ganz analoge Verbreitung in der Vertikalen zeigt wie das Phytoplankton.

Die durchleuchteten Schichten zeigen dabei noch weitgehende Verschiedenheiten, je nachdem sie sich über Flach- oder Tiefwassergebieten finden. In Flachwassergebieten besteht ein vollständiger Kreislauf der Stoffe, der verschiedene Teilkreise umfaßt. Der erste Teilkreis führt von den Nährstoffen plus Licht über das Phytoplankton und die Tiere direkt zu den Nährstoffen zurück; ein zweiter Teilkreis umfaßt außer Phytoplankton und pelagischen Tieren die gelösten organischen Stoffe sowie den Detritus, die in erster Linie Grundlage für das Gedeihen der Bakterien sind; schließlich greift in einem dritten Teilkreis die gesamte benthonische Besiedlung in den Stoffkreislauf ein durch direkte Zehrung am Plankton sowie durch die Umwandlung des aus dem Pelagial absinkenden Materials. Infolge des in Flachwassergebieten bestehenden intensiven Austausches zwischen den verschiedenen Wasserschichten erscheint der Kreislauf im Jahreszyklus geschlossen und bietet die Grundlage für eine auf die Dauer gesehen gleichmäßig hohe Produktion. Von besonderen Verhältnissen, wie sie etwa über den tiefen Mulden der Ostsee und im Schwarzen Meer infolge des salzreichen und daher schweren Tiefenwassers bestehen, ist bei dieser schematischen Darstellung natürlich abgesehen.

Über den Tiefwassergebieten liegen die Verhältnisse anders. Hier spielt der dritte Teilkreis, der das Benthos einbezieht, eine weniger deutliche Rolle, da die Rückführung der remineralisierten Stoffe weniger unmittelbar erfolgen kann und auf Bezirke beschränkt ist, an denen Tiefenwasser in die Oberflächenschichten aufsteigt. Den Beziehungen zwischen der Dichte der Besiedlung des Pelagials und der Intensität des Stoffaustausches ist viel Aufmerksamkeit geschenkt worden (vergl. FRIEDRICH 1950 b). Das heißt aber, daß ohne Berücksichtigung der dynamischen Beziehungen im physikalischen wie im biologischen Sinne ein Verständnis für die Verteilung und Organisation der pelagischen Organismenwelt gar nicht möglich ist.

Dieser Stoffkreislauf innerhalb des Pelagials bei gleichzeitiger Einhaltung des Benthos ist dadurch bedingt, daß das Substrat, das Wasser also, infolge ihres höheren spezifischen Gewichtes die geformte organische Substanz auf die Dauer nicht schwebend erhalten kann, daß diese absinken muß. Eine gewisse Anhäufung scheint wenigstens zeitweise in bestimmten Schichten einzutreten, wenn sich die mit Echolot festgestellten Erscheinungen wirklich als „Detritus-Schirme“ erweisen sollten. Auch die Ausbildung eines Sauerstoffminimums (s. S. 22) deutet darauf hin, doch ist über die Permanenz und Ausdehnung derartiger Anhäufungen noch zu wenig bekannt. Erst in den Tiefenschichten bzw. im Benthos kann eine Akkumulation von Nährstoffen eintreten, die bei längerer Dauer zu einer Verarmung im oberen Pelagial führen kann. Durch die gesamtozeanische Zirkulation ist das Pelagial mit dem Benthos zu einer dynamischen Einheit verbunden, ebenso wie dadurch die verschiedenen Regionen und Zonen des Pelagials in einem Zusammenhang stehen, den HARDY 1935 in seinen Diagrammen anschaulichte.

Die Grundgesetzmäßigkeiten, nach denen in verschiedenen Regionen und Zonen des Pelagials der Stoffumsatz abläuft, gehen also durchaus andere Wege und sind mit anderen biologischen Erscheinungen verknüpft, als es im Benthos der Fall ist, so daß trotz der großen dynamischen Verknüpfung jeder Lebensbezirke jeder seine spezifischen inneren Wirkungszusammenhänge hat. Man wird bei Berücksichtigung dieser internen Zusammenhänge ganz allgemein zu unterscheiden haben zwischen dem inneren Wirkungsgefüge einerseits, das im wesentlichen auf der unmittelbaren gegenseitigen Beeinflussung der Organismen beruht, und dem großräumigen, langzeitlichen Gefüge andererseits, das im wesentlichen durch die dynamischen Erscheinungen des Raumes gegeben ist und in erster Linie die abiotischen Gegebenheiten berührt.

In der Planktonkunde, besonders bei Darstellung der gemäßigten und kalten Gebiete, sind vielfach die jahreszeitlich verschieden zusammengesetzten Besiedlungen gleicher Gebiete als besondere Gemeinschaften bezeichnet worden. Auch aus dem tropisch-subtropischen Epipelagial sind derartige Veränderungen bekannt (vergl. MOORE 1949 über den Bermudabezirk), dagegen aus dem Bathypelagial hierfür verständlicherweise noch keine Belegpunkte vorliegen. In zahlreichen Planktonkalendern aus dem nördlichen Bezirk spiegelt sich diese, aus der terrestrischen Biocönologie als

Aspektfolge bekannte Rhythmik wieder, die am auffälligsten ist in der Folge von Frühjahrsmaximum der Diatomeen, Sommermaximum der Copepoden und Herbstmaximum von Diatomeen und Peridineen. Die Kennzeichnung eines einzelnen Aspektes durch die „vorherrschende Metazoen-Gruppe, die vorherrschende Protistengruppe und etwaige auffallende Zusätze“, wie sie HENTSCHEL (l. c. p. 5) vorschlägt, ist natürlich aus rein praktischen Erwägungen zweckmäßig, doch sagt sie nichts aus über die gesamte Aspektfolge, über ihre bewirkenden Ursachen oder über die Biocönose als Ganzes, denn einen einzelnen Aspekt kann man niemals als Biocönose bezeichnen.

Eine kausale Analyse der Aspektfolgen ist bisher kaum in Angriff genommen worden. Die zahlreichen Beobachtungen über alternierendes Auftreten von Phyto- und Zooplanktern deuten auf intrabiocönotische Zusammenhänge hin, die über die wechselnde Wirkung der klimatischen Faktoren hinausgehen, deren Erfassung aber kaum über das Stadium der Hypothesenbildung gediehen ist. HARVEY 1935 schreibt dem „grazing effect“ des Zooplanktons bei der Abnahme des Phytoplanktons die entscheidende Bedeutung zu. Aus angestellten Berechnungen auf Grund einzelner Beobachtungen, z. B. an *Calanus finmarchicus*, ist zwar eine bedeutende Vernichtungsquote des Phytoplanktons durch Zooplankter ermittelt worden, doch sind m. E. die Beziehungen nicht einfach so linear zu sehen. Die Vermehrungsintensität des Phytoplanktons bei verschiedenen Besiedlungsdichte und unterschiedlichen optischen Verhältnissen, bei zunehmendem Alter der Population und bei sich änderndem Mineralnährstoffgehalt, die Art des Nahrungserwerbs der verschiedenen Zooplankter (Filtrierer, Räuber etc.), das Größenverhältnis zwischen Nahrung und Konsumenten sowie andere rein biologische Grundlagen müßten als Faktoren in eine solche Berechnung eingehen, ohne daß wir aber über ihre Größenordnung und die Möglichkeiten ihres Ansatzes in der Rechnung auch nur die geringsten Aussagen machen könnten. Infolgedessen kann der von FLEMING 1939 aufgestellten Gleichung $\frac{dP}{dt} = P(a - [b_i + ct])^1$ keine allgemein gültige Bedeutung beigelegt werden, zumal ihr die Annahme konstanter Bedingungen zugrunde liegt. Auch der von RILEY, STROMMEL und BUMPUS 1949 entwickelten Formel, in der weitere Faktoren berücksichtigt sind, als FLEMING sie anführt, stehe ich mit Zurückhaltung gegenüber, da sie wohl für Einzelfälle, kaum aber für die Vielfalt der Möglichkeiten repräsentativ sein kann.

HARDY 1935 entwickelte aus seinen Beobachtungen über die raumzeitlichen Beziehungen zwischen Phyto- und Zooplankton in der Antarktis einen anderen Gedanken. Aus der Tatsache, daß im gleichen Gebiet Phytoplanktondichte und Dichte der Besiedlung mit verschiedenen Zooplanktern

¹⁾ Es bedeuten in dieser Gleichung: P die Diatomeen-Population, a einen Ausdruck für die Teilungsrate, b einen Ausdruck für die Anfangszehrung, c die Rate mit der die Zehrung ansteigt. dP/dt ist die zeitliche Änderung der Diatomeenpopulation.

sonders Euphausiaceen, häufig umgekehrt proportional sind, schließt HARDY auf einen „animal-excluding“-Effekt des Phytoplanktons. Ähnliche Beobachtungen liegen vor für Foraminiferen, Radiolarien, Polychaeten, Crustaceen, Mollusken, Tunikaten und Fische (vergl. LUCAS 1938), wogegen andere Formen, z. B. *Calanus simillimus*, *Drepanopus pectinatus* und *Antarctomysis maxima* das umgekehrte Verhalten zeigen, die Copepoden *Calanus acutus*, *Rhincalanus gigas* und *Oithona frigida* aber indifferent zu sein scheinen. Da einerseits der Phosphatgehalt des Wassers als Indikator für einen gegenwärtigen oder vor kurzer Zeit vorhandenen reichen Phytoplanktongehalt gelten kann, da andererseits *Euphausia superba* als der Hauptnahrungsbestandteil der Fin- und Blauwale phosphatarmes Wasser frisst, die Wale aber ihrer Nahrung folgen, sucht HARDY aus dem Phosphatgehalt einen Indikator für die Mutung auf Wale zu finden. Über die Art des „animal excluding“-Effektes lassen sich nur Vermutungen äußern. Man kann an chemische Zusammenhänge denken, etwa an das Fehlen gewisser Stoffe durch Zehrung seitens des Phytoplanktons oder umgekehrt an das Vorhandensein spezifischer, durch reiches Phytoplankton angesiedelter Stoffe, oder aber an mehr mechanische Einwirkung, die darin bestehen könnte, daß durch eine überoptimale Entwicklung der Siedlungsdichte der Nahrungserwerb oder die Funktion der Kiemen behindert wird. Eine vergleichende Analyse des Nahrungserwerbs der Gruppen, die positiven oder negativen „Excluding-Effekt“ zeigen oder sich indifferent verhalten, könnte hier schon weiter führen.

LUCAS 1938 hat unter der Bezeichnung „biological conditioning“ den Gedanken entwickelt, daß allgemein durch das Vorhandensein der Organismen die Wasserkörper besondere Eigenschaften gewinnen, von denen wiederum weitere Entwicklung und Zusammensetzung der Lebewelt abhängig sind. FRASER 1939 hat dem folgendermaßen Ausdruck gegeben: „Where two neighbouring water masses have similar temperatures and salinities but an entirely different plankton content, a difference of medium of more profound effect in the biological community and fish population is present than a slight physical change with biological similarity. The actual physical change of one or two degrees of temperature or parts per thousand of salinity will not be of vital effect unless accompanied by a biological change of conditions,“ (p. 33). Durch weitere Untersuchungen der optischen Verhältnisse im Meere (vergl. PETTERSSON 1935 u. WYRTKI 1950) und durch Parallelisierung dieser Ergebnisse mit gleichzeitigen chemischen und biologischen Untersuchungen könnte dieser Fragenkomplex des „biological conditioning“ sicherlich weiter aufgeklärt werden. Ich möchte vermuten, daß hier Erscheinungen eine Rolle spielen, die als antagonistische Wirkung verschiedener Organismen aufeinander aus der Ökologie der Pflanzen, besonders aber aus der antibakteriellen Wirkung verschiedener Pilze, bekannt geworden sind. Gewisse Anzeichen dafür scheinen mir auch darin gegeben, daß im Bereich lebenden Phytoplanktons die Entwicklung von Bakterien geringer zu sein scheint als dort, wo sich aus dem Phytoplankton gebildeter Detritus befindet. Vor allem ZOBELL 1946 weist auf die

Tatsache hin, daß im Seewasser gelöste, thermolabile adsorbierbare Stoffe vorhanden sind, welche die Entwicklungsmöglichkeiten von Bakterien hemmen, denn nach Sterilisation durch Kochen entwickeln sich Bakterien schneller als in nicht sterilisiertem Seewasser.

Im terrestrischen und limnischen Lebensbereich ist die Sukzession verschiedener Biocönosen eine besondere dynamische Erscheinung, die sich bei gleichbleibenden ökologischen Bedingungen abspielt und im wesentlichen auf die Gestaltung des Raumes durch die massige Entwicklung der Pflanzen zurückgeführt werden kann. Bis zu einem gewissen Grade ist in dem „biological conditioning“ wohl eine Parallele hierzu zu sehen, aber erst eine langfristige Beobachtung der gleichen Wassermasse auf ihrer Wege durch den ozeanischen Raum könnte hierüber weiteren Aufschluß geben.

Diese Hinweise zeigen sehr klar, daß die intrabiocönotischen Wirkungszusammenhänge keineswegs zu einer völligen Verwischung der Einheiten führen, daß sie vielmehr notwendigerweise berücksichtigt werden müssen, wenn wir irgendwelche Aussagen über die Ursachen von Aspektfolgen usw. machen wollen. Allerdings ist zu fordern, daß die angeführten Hypothesen durch vergleichend-biologische Untersuchungen sowie durch Fortführung der vereinzelt begonnenen experimentellen Analyse (z. B. BAINBRIDGE 1949) weiter geprüft werden. Im ozeanischen Bereich werden die Beziehungen Phytoplankton—Zooplankton (und Nekton) wegen der größeren Konstanz der Bedingungen einfacher sein als in den Flachwassergebieten, doch können wir diesen Gesichtspunkt wegen der fehlenden Unterlagen noch nicht zu einer Gliederung des Pelagials heranziehen.

V. Verschiedene Lebensformtypen im Pelagial.

Das besondere Formproblem der pelagischen Organismen ist vielfach behandelt und dargestellt, vor allem in bezug auf Körpergestalt, Mitte zur Herabsetzung des Übergewichts und andere spezielle Schwebemerkmale, Färbung etc. Die Darstellungen sind meist aber sehr summarisch und wo sie auf die Unterschiede verschiedener Regionen oder Zonen eingehen, sind fast ausschließlich Epi- und Bathypelagial gegenübergestellt. Zu einer eingehenden Analyse der Lebensformtypen des Pelagials fehlen aber noch zu viele Beobachtungen, da einerseits die morphologischen Beschreibungen vielfach keine Rückschlüsse gestatten, andererseits Lebendbeobachtungen häufig nicht möglich sind. Hier müssen daher zunächst einige Hinweise genügen.

Die Charakterisierung der neritischen Region durch die meropelagischen Formen und der Hinweis auf die Besiedlung der ozeanischen Region vorwiegend durch holopelagische Formen beruhen auf der Ausprägung verschiedener Entwicklungstypen. Wie die Euphausiaceen zeigten (s. S. 13) prägen sich diese Unterschiede sogar innerhalb einer Familie aus. Über die Fortpflanzungsbiologie der Pelagialtiere ist noch sehr wenig bekannt, doch scheint es, als seien Kopulation und abgekürzte Entwicklung bei zahl-

ichen Formen charakteristisch (vergl. FRIEDRICH 1949). Im Bathypelagial und mit ziemlicher Sicherheit besondere Verhältnisse zu erwarten, worauf z. B. das Vorkommen von Zwergmännchen am Körper der Weibchen bei manchen Tiefseefischen hinweist.

Überkompensierte Systeme (JACOBS 1943), die im Pleustal an der Oberfläche treiben, haben sich ausschließlich in der Warmwassersphäre entwickelt.

Besonderer Beachtung wäre auch eine Analyse der Verteilung der Körpergröße wert. Es finden sich zahlreiche Angaben darüber, daß die Cepopoden der Kaltwassergebiete größer sind als die der warmen Meeresgebiete (vergl. z. B. STEUER 1933 über *Pleuromamma*). In der Tiefsee finden sich sowohl im Benthos als im Pelagial aus verschiedenen Gruppen die bei weitem größten Vertreter, z. B. unter den Ostacoden *Gigantocypris*, die Appendicularie *Bathochordaeus*, die Ascidie *Culeolus* und die Salpen *Doliolum intermedium*, *D. resistibile* und *Doliopsoides meteori*. Ebenso sind die Riesentintenfische der Familie Architeuthidae wahrscheinlich Tiefseebewohner, neben denen allerdings eine Fülle von kleinen Arten vorkommt, so daß sich für die Größenverteilung der pelagischen Formen wohl um eine Regelaufstellen lassen wird. Über Großformen der Tiefsee kann auch kaum ein größeres Vergleichsmaterial vorliegen, da die bisher angewandten Fangmethoden für größere Tiere ungeeignet waren, vor allem solcher Tiere, die wie Fische und Tintenfische eine größere Eigenbeweglichkeit besitzen.

Von besonderer Bedeutung wäre eine Analyse der Verteilung verschiedener Ernährungstypen. Unter den pelagischen Großformen sind Filtrierer (Wal, Riesenhai, Bartenwale) vor allem an die planktonreichen neritischen und Kaltwasserregionen gebunden, während die räuberischen Formen (z. B. auch die Zahnwale) gleichmäßiger im Gesamtraum verteilt zu sein scheinen. Für die Wirbellosen lassen sich derartige Beziehungen einstweilen noch nicht ermitteln. Auffällig muß scheinen, daß unter den zahlreichen Tiefseefischen bisher m. W. keine filtrierende Form bekanntgeworden ist, daß es sich im Gegenteil meist um Formen mit ausgeprägtem räuberischem Gebiß handelt, besonders bei den Stomiidae. GÜNTHER 1950 hat besonders auf die höchst eigenartige Maulbildung bei den Tiefseefischen hingewiesen, die im Zusammenhang mit einer extremen Ausbildung der Kieferbögen und des Hyomandibulare bis zur Reduktion des Mundbodens führen kann (*Halacosteus indicus*). Dagegen scheint bei einem relativ hohen Prozentsatz der Wirbellosen auch in der Tiefsee filtrierende Ernährungsweise vorkommen (Salpen, Appendicularien, thecosomate Pteropoden, *Nebaliopsis*, *Phausiaceen* u. a. Crustaceen), ohne daß aber eine statistische Gegenüberstellung von Epi- und Bathypelagial bereits möglich wäre. Immerhin weist das Vorhandensein von Filtrierern und Strudlern auch in der Tiefsee darauf hin, daß die Ernährungsbedingungen jedenfalls in gewissen Tiefen nicht gar so ungünstig liegen müssen. Die Tiefseesalpen wurden bisher lediglich in dem an der Polarfront absinkenden antarktischen Zwischenwasser gefunden. Sollte sich dieser Befund bestätigen, so könnte daraus

wohl ein Hinweis auf die besondere Bedeutung der biologischen Geschichte der Wassermassen abgeleitet werden.

Regionale Unterschiede bestehen offenbar auch in der Verteilung der Tiere mit gallertiger Körperbeschaffenheit; sie sind in den Warmwassergebieten häufiger als in den kalten Regionen. So fehlen außerhalb der tropisch-subtropischen Region Typen wie Salpen, Heteropoden, *Cymbuli* unter den Pteropoden, Mondfisch u. a. Es liegt nahe, hier an besondere Beziehungen zwischen Organisation und Milieu zu denken, ohne daß aber diese bereits einer Analyse zugänglich wären.

Auf die Unterschiede in der Färbung der Oberflächen- und Tiefenformen sowohl bei Fischen als auch bei den Wirbellosen ist vielfach hingewiesen worden. Ebenso bestehen ganz offensbare korrelative Beziehungen zwischen der Ausbildung der Sinnesorgane (Augen, Tastorgane) und der Tiefenverbreitung, denen solche in der Entwicklung der Leuchtorgane an dieser Seite gestellt werden können.

HARDY und GUNTHER 1936 (p. 359/360) weisen darauf hin, daß sich in den warmen Gebieten besonders häufig Foraminiferen und Radiolarien mit symbiontischen Algen finden. Sie sprechen von „imprisoned plankton“ und führen diese Symbiosen letzten Endes auf die relative Mineralstoffarmut der tropischen Gebiete zurück. Es ist also durchaus möglich, daß hier ein besonderer Lebensformtyp mit ausgesprochener regionaler Verbreitung vorliegt, und es wäre zu prüfen, ob sich dazu weitere Parallelen auffinden ließen. Im Benthos sind solche Parallelen ja bei den Aktinien und Korallen gegeben (vergl. auch YONGE, 1944).

Schon diese wenigen stichwortartigen Andeutungen lassen erkennen, daß die weiten Räume des ozeanischen Pelagials ganz offenbar durch die Entwicklung besonderer Lebensformen gekennzeichnet sind, ein besonderer Hinweis darauf, daß das Wirkungsgefüge starke Differenzen aufweist. Über die Schärfe der Abgrenzungen kann aber nur wenig gesagt werden vorerst.

VI. Zur Ausdeutung der Befunde.

Ein Vergleich der Angaben in den vorangegangenen Kapiteln zeigt, daß sich eine klare Kongruenz in der Abgrenzbarkeit bestimmter Teilräume innerhalb des Pelagials ergibt, und zwar sowohl nach der Verteilung der Organismen und den abiotischen Milieufaktoren, als auch nach den besonderen dynamischen Zusammenhängen und wahrscheinlich auch für die allgemeine Ausprägung der Lebensformtypen. Aus der Lückenhaftigkeit des Beobachtungsmaterials und der in der Beweglichkeit gelegenen Eigenart des Milieus erklärt es sich, daß eine schärfere Grenzziehung nur in wenigen Fällen möglich ist, und daß die Ausdeutung mancher Erscheinungen, insbesondere im Wirkungsgefüge, noch kaum über das Stadium erster Hypothesenbildung hinaus gediehen ist. Trotzdem aber scheint mir eine kurze Diskussion der insgesamt sich abzeichnenden Erscheinungen möglich.

Die aufgezeigten Gliederungsmöglichkeiten haben zweifellos weitgehend geographischen Charakter, was auch in der Wahl der Terminen, Regionen, Zonen, Bezirke usw. zum Ausdruck gebracht ist. Es bleibt zu

skutieren, inwieweit darüber hinaus synökologische Gesichtspunkte geltend gemacht werden können. Hierzu ist aber nötig eine kurze Betrachtung der gegenseitigen Stellung von Biogeographie und Synökologie. Aufgabe der Biogeographie ist es, die Verbreitung der Organismen auf der Erde festzustellen und die Ursachen dieser verschiedenartigen Verbreitung zu ergründen. Die kausalen Zusammenhänge werden dabei gesucht auf dem geschichtlichen Gebiet, in dem die Organismen eigentümlichen Ausbreitungsmitteln und den gegebenen Ausbreitungsmöglichkeiten, in der Gesamtheit der klimatischen und edaphischen Faktoren sowie in den physiologischen Fähigkeiten der Organismen, die die Grundlage für die Existenz unter ganz bestimmten Bedingungen sind. Zunächst steht im Mittelpunkt der biogeographischen Forschung die Art. Durch Zusammensetzung gleicher oder ähnlicher Verbreitungsbilder zahlreicher Arten gelangt die Biogeographie zur Abgrenzung bestimmter natürlicher großräumiger Einheiten. Die Entstehung dieser Einheiten wird aus den historischen Abläufen und den abiotischen Gegebenheiten gedeutet. Die Beziehungen der in den Einheiten vorhandenen Organismen zueinander, die Ausprägung besonderer Organisationsmerkmale bei den Organismen innerhalb der Einheiten wird zwar von der Biogeographie berücksichtigt (vergl. besonders HESSE 1924), ist aber im eigentlichen Sinne Aufgabe der Synökologie, und zwar der Synökologie. Ausgangspunkt für die Biogeographie ist primär die Art, für die Synökologie dagegen der Artenverband. Da andererseits aber die Biogeographie in ihren regionalen Einheiten zu Überbestimmungen mehrerer, u. U. vieler Arten kommt, andererseits die Synökologie vielfach auf die Einzelart und ihr Verhalten im Gesamttraum zurückgreifen muß, enthält die Biogeographie zahlreiche synökologische Momente, wie umgekehrt der Synökologie ein starker geographischer Charakter eigen ist. Der wesentliche Unterschied liegt darin, daß die Synökologie nach kleineren Einheiten innerhalb der großräumigen biogeographischen Raumabgrenzungen sucht und innerhalb dieser das ihnen eigentümliche Wirkungs- und Organisationsgefüge zu ermitteln trachtet. Es ist offensichtlich, daß bei der Kontinuität des Raumes und den physikalischen Eigenschaften des Milieus innerhalb des Pelagials nur schwer oder gar nicht auf kleineren Raumeinheiten gerechnet werden kann. Trotzdem bleibt, über die biogeographische Fragestellung hinausgehend, die synökologische Aufgabe zur Erforschung der jeweiligen besonderen strukturellen und dynamischen Zusammenhänge bestehen. Da sich erwiesen hat, daß den begrenzten geographischen Einheiten des Pelagials jeweils besondere Eigenschaften dieser Art eigen sind, gewinnen sie den Charakter biocönotischer Einheiten.

Der neritischen oder Flachwasserregion wird man ohne Zweifel den Charakter einer echten Biocönose zuerkennen, die ihre besondere Ausprägung vor allem dem Kontakt mit dem anderen Substrat des Meeresbodens verdankt. Hier ist nicht nur die artenmäßige Zusammensetzung und die Ausprägung von Lebensformen am klarsten, sondern auch die dynamischen Eigenarten sind besonders spezifisch. Bei der Erstreckung der

Biocönose durch alle Klimate sowie im Gebiete verminderten Salzgehaltes werden sich eine Reihe verschiedener Varianten, Modalitäten herausstellen lassen, deren Mannigfaltigkeit örtlich noch erhöht wird durch mehr oder weniger regelmäßigen Einstrom aus dem ozeanischen Bereich. Als Beispiel sei hier die Nordsee genannt. Weitere Modalitäten ergeben sich wahrscheinlich, wenn man nicht so sehr die Flachwassernatur in den Vordergrund stellt als vielmehr die Bodennähe, denn dann dehnt sich der gesamte Bereich u. U. bis in die Tiefsee aus. In dieser Beziehung sind aber die Lücken unserer Kenntnis noch zu groß für eine Beurteilung der Sachlage.

Auch dem ozeanischen Bereich kommen insgesamt die Qualitäten einer Biocönose zu, und hier scheint mir die Frage entscheidend, ob die aufgezeigte Gliederung als biocönotische Gliederung anzusprechen ist. Der Epipelagial sind in seiner Gesamtheit einige allgemeine Züge eigen, vor allem durch das Vorhandensein der primären Nahrungsproduzenten, die dem Bathypelagial fehlen. Andererseits besitzt das Warmwasserpelagial einen anderen Artenverband, andere Lebensformtypen und andere intra biocönotische Wirkungszusammenhänge als das Epipelagial des Kaltwassers, so daß m. E. auch hier die geographische Gliederung als synökologische aufgefaßt werden kann. Da zunächst die Temperatur als der wesentliche und ausschlaggebende Faktor in Erscheinung tritt, sei auf die übrigen Besonderheiten der abiotischen Faktoren in diesem Bereich nochmals hingewiesen, und es erscheint zweckmäßig, bei einer Bezeichnung der Biocönose weniger Rücksicht auf die Temperatur als auf andere, noch genauer herauszuarbeitende Eigenschaften zu nehmen. Vor allem ist die Berücksichtigung der biologischen Geschichte der Bezirke notwendig.

Mit der gleichen Begründung glaube ich dem Bathypelagial den Charakter einer Biocönose zuerkennen zu können. Die Tatsache, daß dieser ganz andere Lebensbereich in der Nahrungszufuhr vom Epipelagial abhängig ist, kann m. E. nicht dagegen sprechen, da auf eine prinzipiell gleiche Abhängigkeit der tieferen marinen Weichböden bereits hingewiesen wurde. Gegen die Auffassung des Bathypelagials als eines Stratum einer umfassenderen Biocönose möchte ich geltend machen, daß die Strata der terrestrischen Biocönos z. B. weitgehend durch die Pflanzen der Biocönos selber gegeben sind (Kronen-, Strauch-, Laubschicht des Waldes) und daß die entferntesten Strata der terrestrischen Biocönos, z. B. Erdboden und Kronenschicht des Waldes, durch die pflanzlichen Organismen in unmittelbarer Beziehung zueinander stehen. Zum mindesten beruht also die Schichtung, wenn man sie überhaupt vergleichen will, im Pelagial auf grundsätzlich anderen Voraussetzungen als in terrestrischen Biocönos und könnte kaum mit dem gleichen Terminus belegt werden.

Für die Abgrenzbarkeit der pelagischen Biocönos müssen andere Maßstäbe angewandt werden, als sie in der terrestrischen Biocönotik üblich sind. Aber auch im marinen Benthos kennen wir allmähliche Abstufungen und betrachten doch die Endglieder als besondere Gemeinschaften. Hier sei erinnert an die Verhältnisse der eigentlichen Ostsee, wo wir im westlichen Teil (ostwärts der Darßer Schwelle) eine Molluskenassoziation haben

yprina, Astarte, Abra mit ihrer Begleitfauna), die nach Osten und Norden eine Crustaceenassoziation übergeht (*Mesidotea*, *Pontoporeia*), ohne daß ärfere Grenzzonen zwischen beiden bekannt wären.

Die andersartigen Maßstäbe beziehen sich auf räumliche Ausdehnung, ärfte der Begrenzungen und Weiträumigkeit der wechselseitigen Beflussungen, die sich aus der Struktur des Milieus ergeben. Diese anderen Maßstäbe tangieren aber nicht die Anwendungsmöglichkeiten und den Wirkungsbereich der in der terrestrischen und limnischen Synökologie angewandten Forschungsprinzipien auf das marine Pelagial. Allerdings muß betont werden, daß dem hier gegebenen ersten zusammenfassenden Versuch noch wesentlich erweitertes Beobachtungsmaterial zugefügt werden muß, ehe sich seine Allgemeingültigkeit definitiv erweisen kann.

Die Entwicklung meiner dargestellten Anschauungen haben wesentlich beigetragen Diskussionen, die ich insbesondere mit den Herren Kollegen vom Institut für Meereskunde in Kiel hatte. Ich möchte ihnen daher auch von meiner neuen Wirkungsteile in alter Verbundenheit danken und damit gleichzeitig zum Ausdruck bringen, daß für die Gewinnung neuer Ergebnisse und fortschreitender Erkenntnisse gegenseitigen persönlichen und sachlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Instituten nur förderlich sein können.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. H. Friedrich, Institut für Meeresforschung, Bremerhaven-G.

Literaturverzeichnis

- ALLEN, W. E. 1946. Significances of „Red Water“ in the sea. Contrib. Scripps Instit. of Oceanogr. No. 287.
- ALLEN, W. E. 1946. „Red Water“ in La Jolla Bay in 1945. Contrib. Scripps Instit. of Oceanogr. No. 283.
- AMBRIDGE, R. 1949. Movement of zooplankton in diatom gradients. Nature 163, p. 910—911.
- BECK, W. 1933 ff. Deep-sea fishes of the Bermuda Oceanographic Expeditions. Zoologica, Vol. XVI ff.
- CHARNARD, Fr. 1939. Etude sur les variations de fertilité des eaux méditerranéennes. Climat et Nanoplankton à Monaco en 1937/38. Journ. du Conseil, Bd. 14.
- HEINECKE, G. 1936. Temperatur, Salzgehalt und Dichte an der Oberfläche des Atlantischen Ozeans. Wiss. Ergebn. Deutsche Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. V.
- LANDT, K. 1895/96. Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien u. anderen pelagischen Tieren. Zool. Jahrb. Abt. System. Bd. 9.
- LOWEN, L. A. 1929. The Natural History of Cladocerans in Relation to Temperature I, II, III. American Naturalist, Vol. 63.
- MILNE, A. Fr. 1935. Flying-Fishes (Exocoetidae) of the Atlantic. Dana-Reports Nr. 6.
- ANNON, H. Gr. 1931. Nebaliacea. Discovery Reports, Vol. III, p. 199—222.
- ANNON, C. 1887/89. Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Biblioth. zool., Bd. I.

- CLARKE, G. L. u. OSTER, R. H. 1934. The Penetration of the blue and red components of daylight into Atlantic Coastal Waters and its relation to Phytoplankton metabolism. The Biolog. Bull. Vol. 67, p. 59—75.
- COE, W. R. 1945. Plankton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. XI. Bathypelagic Nemerteans of the Bermuda Area and other parts of the North and South Atlantic Oceans, with evidence as to their Means of Dispersion. Zoologica, Vol. 30, part 3, p. 145—168.
- COE, W. R. 1946. The means of dispersal of bathypelagic animals in the North and South Atlantic Oceans. The Amer. Naturalist, 80, p. 453—469.
- DEFANT, A., und WUST, G. 1936. Schichtung und Zirkulation des Atlantischen Ozeans. Wiss. Erg. Deutsche Atlant. Exp. „Meteor“, Bd. VI, Teil I, Lfg. 1—4.
- DEFANT, A. 1938. Aufbau und Zirkulation des Atlant. Ozeans. Sitz. Ber. Akad. d. Wiss., Math.-Phys. Kl. 14.
- DEFANT, A. 1941. Die absolute Topographie des physikalischen Meeresniveaus und der Druckflächen, sowie der Wasserbewegungen im Atlantischen Ozean. Wiss. Erg. Deutsche Atlant. Exp. „Meteor“, Bd. VI, Teil II, Lfg. 5.
- EINARSSON, H. 1945. Euphausiacea I. Northern Atlantik Species. Dana-Rep. No. 27, p. 1—185.
- FAGE, L. 1933. Migrations verticales périodiques des Animaux benthiques littoraux. Rapp. et Proc. Verb. Vol. 85.
- FARRAN, G. P. 1920. On the local and seasonal distribution of the pelagic Copepoda of the Southwest Coast of Ireland. Publ. de Circonstance No. 1. Kopenhagen.
- FLEMING, R. H. 1939. The Control of Diatom Populations by Grazing. Journ. Conseil. Vol. 14, No. 2.
- FRASER, J. H. 1937. The distribution of Chaetognatha in Scottish waters during 1936, with notes on Scottish Indicator Species. Journ. du Conseil, Vol. 14, p. 311—320.
- FRASER, J. H. 1939. The Distribution of Chaetognatha in Scottish Waters in 1939. Journ. du Conseil, Vol. 14.
- FRIEDRICH, H. 1950 a. Vorkommen und Verbreitung der pelagischen Polychaeten im Atlantischen Ozean. Auf Grund der Fänge der „Meteor“-Expedition. „Kieler Meeresforschungen“, Bd. VII, p. 1—23.
- FRIEDRICH, H. 1950 b. Versuch einer Darstellung der relativen Besiedlungsdichten in den Oberflächenschichten des Atlantischen Ozeans. „Kieler Meeresforschungen“, Bd. VII, p. 108—121.
- GUNTHER, K. u. DECKERT, K. Wunderwelt der Tiefsee. Berlin 1950.
- GUNTHER, K. 1950. Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage der Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. Moderne Biologie, Festschr. f. Hans Nachtsheim. Berlin, 1950, p. 55—93.
- HAECKER, V. 1908. Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Ergebn. Deutsche Tiefsee-Expedition Valdivia, Bd. 14.
- HAGMEIER, A. u. KUNNE, C. 1950. Die Nahrung der Meerestiere in: Handb. der Seefischerei Nordeuropas, Bd. 1, 5a, p. 1—85., herausg. Lübbert, Ehrenbaum u. Willer, Stuttgart.
- HARDY, A. C. und GUNTHER, E. R. 1935. The Plankton of the South Georgia Whaling Grounds and adjacent waters. Discovery Reports, Bd. XI.
- HARVEY, H. W. 1934. Measurement of Phytoplankton Population. Journ. Mar. Biolog. Assoc. Plymouth, Bd. 19.
- HENTSCHEL, E. 1939. Kinetisches und akinetisches Plankton. Die Naturwissenschaften, Jahrg. 1927/28, pp. 209—211.
- HUTCHINS, L. W. 1947. The basis for temperature zonation in geographic distribution. Contribution N. 374 from the Woods Hole Oceanographic Institution, p. 325—335.
- KALLE, K. 1950. Der Mechanismus des ozeanischen und des kontinentalen Produktionsvorganges. Deutsche Hydrogr. Zeitschr., Bd. 3, pp. 62—69.

- AMP, P. L. 1947. Medusae III. Trachylina and Scyphozoa with zoogeographical remarks on all the Medusae of the Northern Atlantic. The Danish „Ingolf“-Exp. Vol. V, Part 14, p. 1—66.
- HL, W. 1938. Chaetognatha. Bronns Klassen u. Ordnungen. Bd. IV, Abt. 4, 2. Buch, Teil 1.
- HLBRODT, E. 1940. Die Klimate des Atlantischen Ozeans und seiner Inseln. in: Das Meer in volkstümlichen Darstellungen. Bd. 8. Berlin 1940.
- BIANCO, S. 1904. Pelagische Tiefseefischerei in der Umgebung von Capri. Jena.
- HMANN, H. u. HENTSCHEL, E. Die Appendicularien im Südatlantischen Ozean. Wiss. Ergeb. Deutsche Atlant. Expedition „Meteor“, Bd. XIII.
- CAS, C. E. 1936. On certain inter-relations between Phytoplankton and Zooplankton under experimental conditions. Journ. d. Conseil, Vol. XI, p. 343 bis 362.
- CAS, C. E. Some Aspects of Integration in Plankton Communities. Journ. d. Conseil, Vol. 13, p. 309—322.
- ORE, H. B. 1949. The Zooplankton of the upper waters of the Bermuda Area of the North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Collection, Vol. XII (2), p. 1—97.
- MANN, W. 1941. Der Nährstoffhaushalt in der nordöstlichen Adria. Thalassia, Bd. V, 2. p. 1—68.
- TMANN, A. E. 1896. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena., G. Fischer.
- TESTAD, P. 1932. On the Biology of some Southern Copepoda. Hvalrådets Skrifter Nr. 5.
- TERSSON, H. 1935. Submarine daylight and the transparency of sea water. Journ. d. Conseil, Vol. 10, p. 48—65.
- MANE, A. 1942. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. Biologia Generalis, Bd. 17, p. 164—182.
- STER, A. 1931. Muskulatur von Copilia Dana mit einem Anhang über die Mundteile, die Ernährung und die Lebensweise. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 53.
- EY, G. A. 1946. Factors controlling Phytoplankton Population on Georges Bank. Journ. Mar. Res., Bd. 6, p. 54—73.
- EY, G. A. 1947. A theoretical Analysis of the Zooplankton Population of Georges Bank. Journ. Mar. Res., Bd. 6, p. 104—113.
- EY, G. A., STOMMEL, H. and BUMPUS, D. F. 1949. Quantitative Ecology of the Plankton of the Western North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. Vol. XII, 3.
- NNSTRØM, S. 1927. Über die Thermopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Museums Årbok No. 2.
- NNSTRØM, S. 1929. Weitere Studien über die Temperaturanpassung der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere. Bergens Museums Årbok No. 10.
- SSEL, F. S. 1928. A Net for Catching Plankton near the Bottom. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, Bd. 15.
- SSEL, F. S. 1939. Hydrographical and Biological Conditions in the North Sea as indicated by Plankton Organismus. Journ. du Conseil, Vol. XIV, 2.
- JD, J. T. 1932. On the Biology of Southern Euphausiidae. Hvalrådets Skrifter Nr. 2.
- GERSTRÅLE, S. G. 1950. The amphipods on the coasts of Finland — some facts and problems. Soc. Scient. Fennica, Comment. Biologicae X 14.
- ME, I. D. 1929. Note on the Northern Limit of Distribution of Rhincalanus nasutus Giesbr. Journ. du Conseil Vol. 4, 3.
- ME, I. D. 1933. A possible relation between the production of animal plankton and the current-system of the sea. American Naturalist, Bd. 67.

- STEEMANN NIELSEN, E. und v. BRAND, Th. 1934. Quantitative Zentrifugemethoden zur Planktonbestimmung. Rapp. et Proces Verb. d. Réunion Bd. 89s.
- STEEMANN NIELSEN, E. 1937. On the relation between the quantities of Phytoplankton and Zooplankton in the Sea. Journ. d. Conseil, Vol. XII₂, p. 147—151.
- STEUER, A. 1933. Zur planmäßigen Erforschung der geographischen Verbreitung des Haliplanktons, besonders der Copepoden. Zoogeographica, Bd. 1 (p. 269—302).
- STEUER, A. 1933. Bericht über die Bearbeitung der Copepodengattung Pleumamma Giesbr. 1898 der Deutschen Tiefsee-Expedition „Valdivia“. Thalass Vol. I, No. 2, p. 1—48.
- TANING, A. V. 1949. On the Breeding Places and Abundance of the Red-Fin (Sebastes) in the North Atlantic. Journ. du Conseil, Vol. 16₁, pp. 85—95.
- TISCHLER, W. 1950. Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biocönologie. Biol. Zbl. Bd. 69, p. 33—43.
- WATTENBERG, H. 1938. Untersuchungen über Durchsichtigkeit und Farbe des Seewassers. I. Kieler Meeresforschungen, Bd. 2, p. 293—300.
- WATTENBERG, H. 1939. Die Verteilung des Sauerstoffs im Atlantischen Ozean. Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exped. „Meteor“, Bd. IX + Atlas.
- WOLTERECK, R. 1908. Tierische Wanderungen im Meere. Meereskde. 2. Jahrgang Heft 3.
- WUST, G. 1949. Die Kreisläufe der atlantischen Wassermassen, ein neuer Versuch räumlicher Darstellung. Forschungen u. Fortschritte, Jahrg. 25, Nr. 23/24.
- WYRTKI, K. 1950. Über die Beziehungen zwischen Trübung und ozeanographischem Aufbau. Kieler Meeresforschungen, Bd. VII₂, p. 87—107.
- YONGE, C. M. 1944. Experimental Analysis of the Association between Invertebrates and Unicellular Algae. Biological Review, Vol. 19, p. 68—80.

Über das Auftreten der Brachsenmakrele, *Brama rayi* BL. in den nordeuropäischen Gewässern

Von C.-H. Brandes

Mit der sommerlichen Erwärmung der nordeuropäischen Meere ziehen bekanntlich alljährlich Fischschwärme von wechselnder Größe in die Nordsee ein und verführen vorübergehend den Bestand unserer Nutzfische. Bei diesen regelmäßig erscheinenden Besuchern aus meist wärmeren Meeren handelt es sich entweder um Arten, die zum Zwecke des Nahrungserwerbes ausgedehnte Wanderungen vollziehen, oder aber um solche, die zu ihren Laichplätzen wandern. Darüber hinaus werden gelegentlich Tierarten beobachtet, die vermutlich unter dem Einfluß widriger Witterungsverhältnisse zu weit nach Norden verschlagen wurden, die wir also nicht als temporäre Gäste, sondern als Irrgäste anzusehen haben. So wanderten etwa hundert unechte Schwertwale, *Pseudorca crassidens* OWEN, die bisher nur aus dem südlichen Teil des Pazifischen Ozeans bekannt waren, im Oktober 1927 an der schottischen Küste im Dornoch Firth. Als ähnliche Vorkommnisse müssen die gelegentlichen Fänge von *Morone labrax* L., *Mugil auratus* L., *Lampris guttatus* BRÜNN, *Brama rayi* BL., *Notidanus griseus* L. u. a. gezählt werden.

Um so verwunderlicher erscheint es, wenn die eine oder andere Art, die wir bisher zu diesen Irrgästen im Nordatlantik und seinen Nebenmeeren rechnen mußten, plötzlich häufiger mit einer gewissen Regelmäßigkeit an verschiedenen Punkten festgestellt wurde.

Brama rayi BL., ein Fisch aus dem tiefen Wasser der wärmeren Meere (GALL 1933), wurde in den Jahren von 1681 bis 1925 vereinzelt an den Küsten Großbritanniens, in den dänischen Gewässern, an der norwegischen Küste und unter Island gefangen (vgl. Tab. 1). In der Mehrzahl aller Fälle handelt es sich um Exemplare, die entweder nach heftigen Stürmen auf den Strand geworfen, in ermattetem Zustand in den seichten Küstengewässern gefangen oder aber noch zappelnd auf dem Watt aufgelesen wurden. Aufgrund dieser äußerst spärlichen Funde — vornehmlich in den Herbstmonaten — nahm man an, daß sich die Brachsenmakrelen gelegentlich nach der sommerlichen Erwärmung des Wassers in die nördlichen Breiten verorten.

Es darf uns daher nicht verwundern, wenn EHRENBAUM (1927) das plötzliche Auftreten einer größeren Anzahl dieser Art als ein „außergewöhnliches Vorkommnis in der Nordsee“ ansieht. Diese „außergewöhnliche“ Erscheinung wurde von ihm und später von JENSEN (1937) durch einen verstärkten Einstrom von warmem Westwasser, herbeigerufen durch das Überwiegen westlicher Winde, in die Nordsee erklärt. In den folgenden Jahren sind — abgesehen von den Kriegsjahren, in denen keine Mitteilungen über das Auftreten der Brachsenmakrele vorgehen — bis 1948 nur hin und wieder einige Exemplare bekannt geworden. In so überraschender erscheint es mir, daß diese Fischart seit dem Jahre

1949 wieder häufiger in der Nordsee auftritt. Auffällig ist, daß die Anzahl der im Jahre 1949 gefangenen Exemplare etwa die gleiche Höhe erreicht hat wie im Jahre 1927. Es liegt die Vermutung nahe, daß es sich in beiden Jahren um eine einmalige Einschwemmung in die Nordsee handeln könnte. Ferner wäre es möglich, an eine periodische Einwanderung oder aber an Beziehungen zu der Erwärmung des Nordatlantik zu denken. Es erscheint mir daher besonders reizvoll, einmal zu versuchen, Aussagen über die Verbreitung dieser Brachsenmakrele, über ihre Herkunft und über die möglichen Ursachen ihrer Einwanderung zu machen, obwohl sich das mir zur Verfügung stehende Material noch als dürftig erwies. Abgesehen von ungenauen Fangpositionen und Fangtiefen, fehlen meistens die Längenabmessungen, Gewichtsangaben oder Bemerkungen über den Reifegrad der Gonaden. Das gilt vornehmlich für die Exemplare, die durch die Literatur bekannt geworden sind, trifft jedoch auch für die Mitteilungen aus neuerer Zeit zu.¹⁾

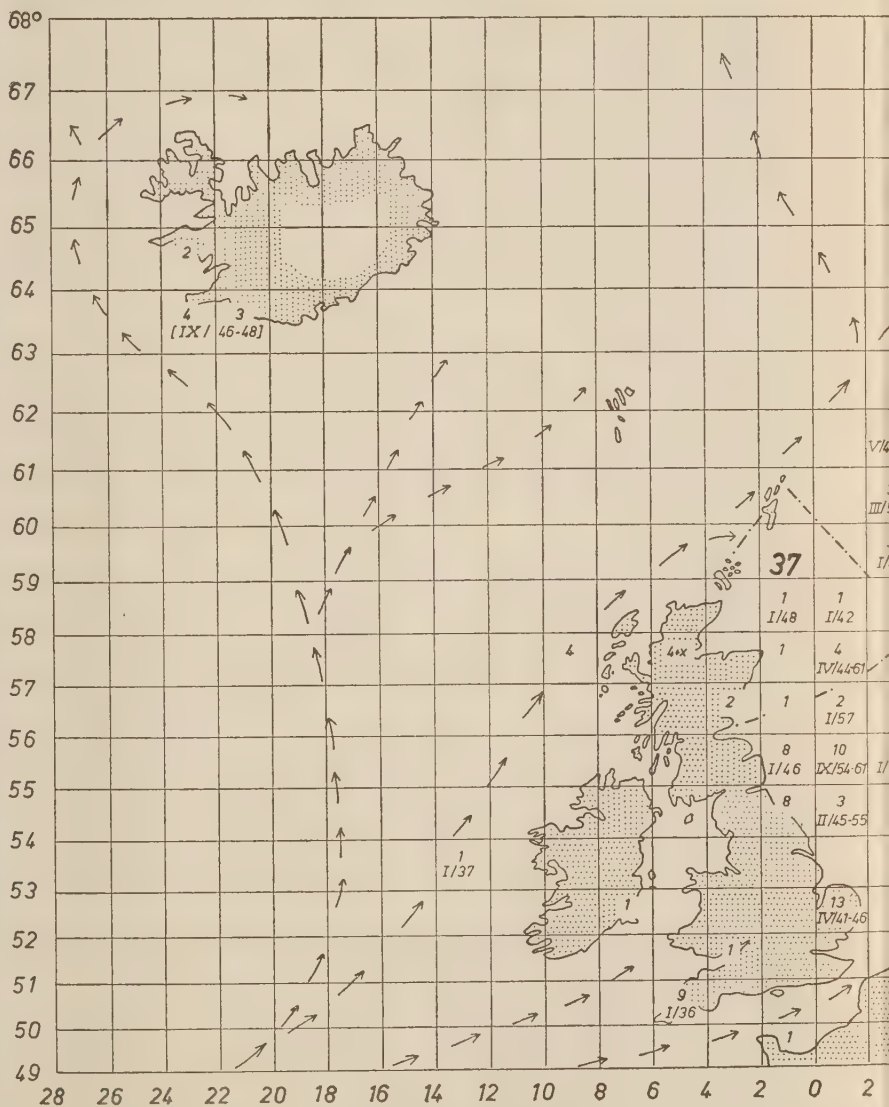
Eine kartenmäßige Darstellung über die Verbreitung von *Brama ray* nördlich des 49. Breitengrades ist bisher noch nicht gegeben worden. Wenn ich trotz der erwähnten Mängel in Tafel 2 eine solche Karte vorlege, so bin ich mir bewußt, daß diese nur sehr lückenhaft sein kann, zur ersten Orientierung aber doch Brauchbares gibt. In ihr habe ich, unabhängig von Jahreszeit und Jahreszahl, alle mir zur Kenntnis gelangten Fänge eingetragen. Die arabischen Zahlen in den einzelnen Quadraten (1—2°-Felder) geben die Stückzahl der in diesem Gebiet gefangenen Brachsenmakrelen an, die römischen Zahlen die Anzahl derjenigen, von denen mir die Längenmaße bekanntgeworden sind. Nach dem Schrägstrich folgen die Höchst- und Niedrigstwerte in cm. Die Transition Area und ein Gebiet südöstlich der Shetlandinseln sind besonders abgegrenzt. Die großen Zahlen in ihnen sind summarische Werte, die den Arbeiten von JENSEN (1937) für die Transition Area und von RAE (1951) für das andere Gebiet entnommen sind. Zusätzlich ist der Verlauf des Golfstroms mit seinen Nebenströmen grob schematisch eingezeichnet.

Die Verteilung in der Nordsee scheint auf den ersten Blick ziemlich unregelmäßig zu sein. Die meisten Funde stammen aus den Küstengewässern und von den Heringsfangplätzen der Nordsee. In den übrigen Quadraten, die keine Zahlen aufweisen, findet keine intensive Hochseefischerei statt, so daß man mit guter Berechtigung an eine gleichmäßig dünne Durch-

¹⁾ Es wäre wünschenswert, wenn in den verschiedenen Publikationsorganen von Zeit zu Zeit sämtliche „außergewöhnlichen Funde“ mit möglichst genauen und vollständigen Angaben von den einzelnen Sachbearbeitern bekanntgegeben würden.

Tafel 2: Verbreitung der Brachsenmakrele in den nordeuropäischen Gewässern. Kleine arabische Zahlen: Σ alle in diesem Quadrat gefangenen Fische. Große arabische Zahlen: summarische Werte für zwei größere Gebiete. Römische Zahlen: Anzahl derjenigen Exemplare, von denen Längenmessungen vorliegen. Die nach dem Schrägstrich folgenden arabischen Zahlen geben die Höchst- und Niedrigstwerte in Zentimeter an. → Richtung des Golfstromes.

Tafel 2



ingung der Nordsee denken kann. Die Frage nach der Möglichkeit einer regionalen Tiefenverteilung in Beziehung zu der Größe der Tiere muß ich offen lassen, da zu wenig Vergleichswerte vorliegen.

Die bereits in früheren Veröffentlichungen erwähnten Zusammenhänge zwischen dem Erscheinen der Brachsenmakrelen und dem Golfstrom treten deutlich hervor. Das Gros dieser Fischart wandert zweifelsohne zwischen den Shetland- und den Orkneyinseln in die Nordsee ein. Eine schwächere Anschwemmung erfolgt von Süden her durch den Kanal. Die neun Exemplare von der SW-Küste Islands, die alle in der Zeit vom 15. Juli bis 1. Januar, in der nach SAEMUNDSSON (1949) die Wassertemperatur in diesem Gebiet am höchsten ist, gefangen wurden, sind zweifellos mit dem Ringierstrom in diese hohen Breiten verschleppt worden. Ganz besonders wertvoll für die Frage der Einwanderungsrichtung in die Nordsee sind zwei andere Exemplare. Es handelt sich um einen im August 1950 bei Lperro erbeuteten Fisch, der eine Länge von 36 cm hatte, und ein im September des gleichen Jahres auf der Porcupinebank gefangenes Tier, das 40 cm lang war. Es ist anzunehmen, daß beide Exemplare der gleichen Altersgruppe angehören. Die Längenmaße von vier weiteren Fischen, die im August 1950 westlich der Hebriden in der Nähe von St. Kilda erbeutet wurden, waren mir bedauerlicherweise nicht zugänglich. Möglich ist, daß auch diese dem gleichen Jahrgang angehören wie die oben genannten, da sie fast zur selben Zeit, etwa 320 sm nördlich der Porcupinebank innerhalb des Golfstromgebietes gefangen wurden.

Abgesehen von einem noch kleineren Exemplar, das nach Mitteilung des Britischen Museums nur eine Länge von 33 cm hatte und im Februar 1889 bei der „Britischen Küste“ gefangen wurde, sind alle übrigen, die östlich oder nördlich von den oben erwähnten Fangplätzen erbeutet worden sind, größer als von denen die Längenmaße vorliegen, größer bzw. älter. Nahezu zwei Drittel aller gemessenen Fische sind über 50 cm lang, die meisten von diesen zwischen 56 und 61 cm.

Weniger charakteristisch erscheint zunächst die Verteilung der mittelgroßen Individuen (38—49 cm). Und doch lassen gerade die Funde von der SW-Küste Islands, von der norwegischen Küste, der nördlichen Nordsee, der Ostküste Sünglands und der holländischen Küste die Vermutung aufkommen, als ob die Größe der Individuen mit wachsender Entfernung von einem im Atlantik angenommenen Ausgangspunkt der Einwanderung zunimmt.

Daraus ergibt sich, daß die jüngsten Larven von *Brama rayi* weit draußen im Atlantik anzutreffen sind und ein Teil von diesen, vom Golfstrom erbeutet, bis in unsere Gewässer gelangt. Durch die Untersuchungen von LÜTKENS (1880) und SCHMIDT (1918) wird diese Folgerung etwas erhärtet. LÜTKENS beschreibt vier Larven von 11 bis 14 mm Länge, die mit einem Schleppnetz auf etwa 8° S und 12° W erbeutet wurden. Im Mageninhalt größerer Raubfische, die im Atlantik nördlich und südlich des Äquators gefangen wurden, fand LÜTKENS ferner Jungfische von 20 bis 53 mm Länge. In den oberen Wasserschichten des Mittelmeers stellte SCHMIDT

Larven von 5 $\frac{1}{4}$ bis 14 mm Länge fest. Weiter berichtet er von einer 12 mm langen Larve, gefangen auf 30° N und 50° W, die aus der Sammlung der „Royal Danish Committee for the Study of the Sea“ stammt. Durch diese Funde sind uns weit voneinander entfernt liegende Laichplätze dieser Art bekanntgeworden. An eine Verfrachtung der Mittelmeerbrut bis in unsere Breiten zu denken, entbehrt jeder hydrographischen Grundlage; wohl aber besteht durchaus die Möglichkeit, daß dieses für die nördlich des Äquators im Atlantik gefundenen Stadien zutrifft, wie wir es beispielsweise von den Aallarven her wissen. Ob jedoch zwischen der im Golfstrom gefangenen Larve von 12 mm Länge und den etwa 40 Längengrade östlich davon gefangenen Brachsenmakrelen die oben vermuteten Beziehungen bestehen kann nicht sicher beantwortet werden.

In diesem Zusammenhang muß noch die Frage gestellt werden: ist die abiotische Kraft des Golfstromes die alleinige Ursache einer passiven Einschwemmung in unser Gebiet oder aber sollten auch biotische Faktoren wie Fortpflanzung, Nahrungssuche u. a. die Einwanderung mitbestimmen?

Da bisher in unserem Untersuchungsgebiet weder Larven noch Exemplare mit reifen Reproduktionsorganen angetroffen worden sind, kann es sich nicht um Laichwanderungen handeln. Die Frage nach der Nahrungssuche kann ich auf Grund des mir vorliegenden Materials nicht erschöpfend beantworten. Auffällig ist jedoch, daß die meisten Brachsenmakrelen zwischen Herings- und Makrelenschwärmen auftreten. In den Mägen von drei untersuchten Tieren habe ich, abgesehen von Heringsschuppen, die vermutlich beim Aufholen des Netzes verschluckt worden sind, nur bei einem Exemplar einen stark angedauten kleineren Gadiden (Wittling) gefunden. Der noch nicht in Verwesung übergegangene Darmtraktus des gleichen Tieres war rot gefärbt und enthielt neben sehr vielen orangefarbenen Fetttropfchen eine große Anzahl von Copepodenresten der Gattung *Calanus*. Die Pylorusanhänge waren prall angefüllt mit einer weißen schleimigen Masse, die keinerlei geformte Nahrung aufwies. Ähnliche Verhältnisse fand LEGENDRE (1924) an den von ihm untersuchten Exemplaren von der Südküste der Bretagne vor. Die Mägen enthielten stets eine mehr oder minder zähflüssige weiße „Paste“ mit angedauten Amphipoden und Schizopoden. Außerdem stellte LEGENDRE in einem Magen Teile einer Scholle in einem anderen einen Scopeliden (?) fest. Im Darmkanal waren oft Chitinreste der im Magen gefundenen Crustaceen. Dieselben Nährtiere fand LEGENDRE im Magen großer Thunfische *Germo alalonga* Gmel., die dort zur gleichen Zeit auftreten. Die Verhältnisse in der Nordsee sind ähnlich. Hier wird die vorhandene Crustaceen-Nahrung sowohl von den Heringen als auch von den Brachsenmakrelen ausgenutzt. Diese Tatsache läßt vermuten, daß der in die Nordsee eingewanderte Fisch diese nahrunghaften Weidegründe zu finden weiß. Es liegt kein Grund zur Annahme vor, daß bereits im Atlantik eine Nahrungswanderung ausgelöst wird.

In einer ganz anderen Richtung bewegt sich die von SMITT (1892) zu dieser Frage abgegebene Erklärung. Er beobachtete, daß diese Fischart namentlich im Sommer stark von parasitischen Würmern befallen wird.

Tabelle 1.

	Island	Norwegisch. Küste	Dänische Gewässer u. Ostsee	Nordsee	Kanal	Westküste Großbri- tanniens	Unbe- stimmter Fangort
681	—	—	—	1	—	—	—
792	—	—	—	1	—	—	—
806	—	—	—	1	—	—	—
812	—	—	—	1	—	—	—
821	—	—	—	1	—	—	—
825	—	—	2	—	—	—	—
826	—	—	1	—	—	—	—
828	—	—	—	—	1	—	—
829	—	—	1	—	—	—	—
830	—	—	1	—	—	—	—
832	—	—	1	1	—	—	—
843	—	—	1	—	—	—	1
844	—	—	—	3	—	—	—
846	—	—	—	x	3	x	—
847	—	—	—	1	—	—	—
850	—	1	—	3+x	—	—	—
851	—	—	—	—	—	1	—
866	—	—	—	1	—	—	—
874	—	—	—	—	1	—	—
875	—	—	—	—	1	—	—
880	—	—	—	1	—	—	—
889	—	—	—	1	—	—	—
890	—	—	—	1	—	—	—
901	3	—	—	—	—	—	—
903	—	—	—	—	1	—	—
913	—	—	—	—	1	—	—
914	1	—	—	—	—	—	—
917 (?)	2	—	—	—	—	—	—
919	1	—	—	—	—	—	—
921	—	—	2	—	—	—	—
922	1	—	1+x	2	—	—	—
924	—	—	1	—	—	—	—
925	—	—	1	—	—	—	—
Σ	8	1	12+x	19+2x	8	1+x	1

the assumption has been made that they were troubled by parasitic worms and that it was this disease that drive them away from their usual life and home". LEGENDRE, der über ein reichhaltigeres Material verfügte, als mir zugänglich war, stellte bei vier Fischen, ich nur bei einem Exemplar, solche Parasiten fest. Auf Grund dieser Tatsache möchte ich die von SMITT ergebene Deutung, zumindest für unsere Gewässer, ablehnen. Alles spricht dafür, daß es sich bei dem Erscheinen der Brachsenmakrele im Nordatlantik um eine in den einzelnen Jahren verschieden starke passive Einschwemmung durch den Golfstrom handelt.

Bei einem Vergleich der Anzahl der gefangenen Exemplare in den einzelnen Jahren (vergl. Tab. 1) müssen wir feststellen, daß in der Zeit von 681 bis 1925 nur 50 Exemplare zuzüglich einiger weniger, die nicht zahlenmäßig (in der Tabelle mit x bezeichnet) angegeben wurden, bekannt geworden sind. Dem stehen etwa 160 aus den letzten 25 Jahren von den

verschiedensten Fangplätzen gegenüber. Wiederholt ist hieraus der Schluß gezogen worden, daß sich in der neueren Zeit die ozeanographischen Verhältnisse im Nordatlantik stetig in Richtung der für diese Art erforderlichen Umweltbedingungen verschoben haben müßten; ein Gedankengang, der sehr gut mit der Erwärmung des Nordatlantiks in Einklang zu bringen ist, da Temperatur und Salzgehalt für die Verbreitung der marinen Organismen am bedeutsamsten sind.

Und doch erscheint es mir äußerst wichtig, die Fänge bis zum Jahre 1925 einmal kritisch zu betrachten. In der Mehrzahl aller Fälle handelt es sich dabei lediglich um reine Zufallsfunde gestrandeter Exemplare (s. oben S. 37). Etwa gleichzeitig mit der Einführung des Heringsschleppnetzes stieg die Anzahl der gefangenen Exemplare an. Eine nicht zu geringe Bedeutung messe ich ferner dem Umstand zu, daß diese Fischart 1927 in den Fischereizeitungen beschrieben worden ist. Einmal auf diese „Seltenheiten“ aufmerksam gemacht, brachten die Fischdampferbesatzungen jetzt häufiger diese Art mit, die sonst als unbekannt und damit als nicht marktfähig mit dem Gammel über Bord gespült worden war.¹⁾ Auf Grund dieser Momente neige ich zu der Annahme, daß möglicherweise die Brachsenmakrele in den früheren Jahren in unseren Gewässern in etwa gleicher Stärke vorhanden gewesen sein müßte wie in den letzten 25 Jahren.

Abgesehen von den Kriegsjahren, fallen die Jahre 1927 und 1949 durch die außergewöhnlich hohe Anzahl der gefangenen Brachsenmakrelen auf

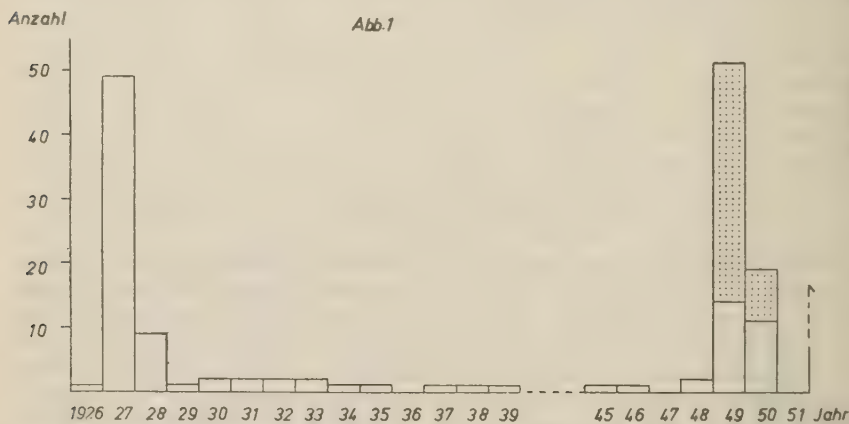


Abb. 1: Anzahl der in den Jahren von 1926—1951 gefangenen Brachsenmakrelen. Die mir freundlicherweise von RAE und WILSON mitgeteilten Fänge sind durch Punktierung hervorgehoben.

¹⁾ Eine ähnliche Erfahrung machte ich kürzlich mit der Art *Nothacantus spec.* Nach Veröffentlichung einer Abbildung und Beschreibung in der Tagespresse wurden mir innerhalb von vier Wochen 30 Exemplare dieser „Seltenheiten“ aus dem tiefen Wasser eingeliefert.

vergl. Abb. 1). Nach beiden Jahren ist eine Abnahme festzustellen, 1928 stärker als 1950. In den ersten vier Monaten des Jahres 1951 wurden dem Institut bereits sieben Fänge mitgeteilt, so daß möglicherweise mit einem erneuten Anstieg im laufenden Jahr zu rechnen ist, da die meisten Brachsenmakrelen bisher während der Trawlheringssaison gefangen worden sind.

Eine periodisch bedingte Einwanderung, die man auf Grund der Abb. 1 vermuten könnte, halte ich nicht für wahrscheinlich, da, wie schon festgestellt, lediglich abiotische Faktoren das Erscheinen von *Broma rayi* in unseren Gewässern bestimmen. Das Bild, das wir bisher von der Einwanderungsrichtung und -stärke erhalten haben, rundet sich ab, wenn wir die jahreszeitlichen Unterschiede berücksichtigen. Bei der Betrachtung der jahreszeitlichen Summenkurve (Abb. 2) fällt uns sofort das starke Maximum

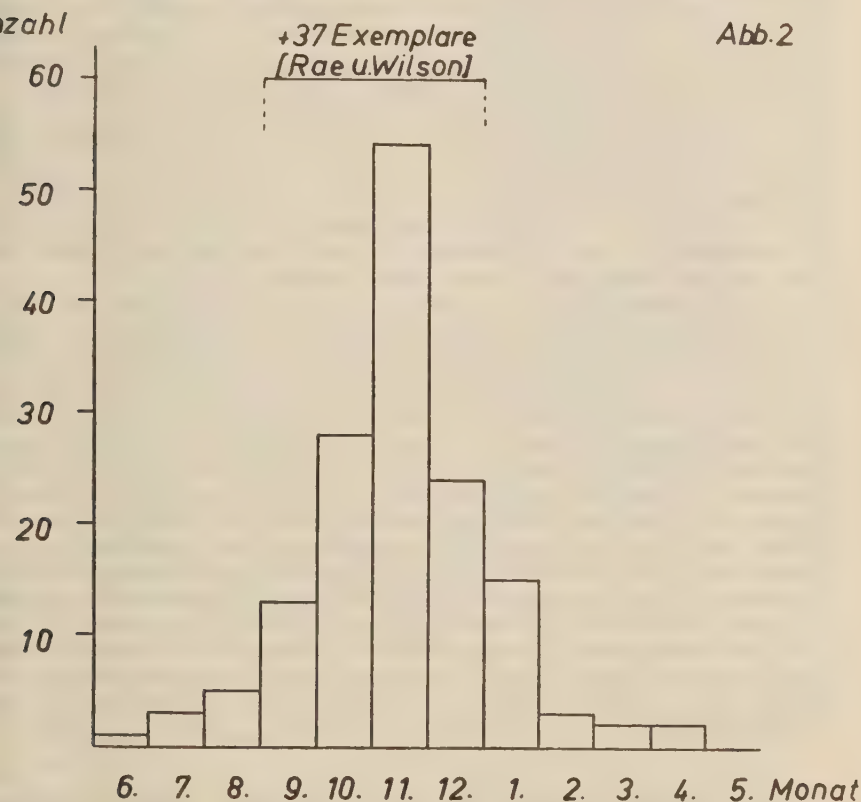


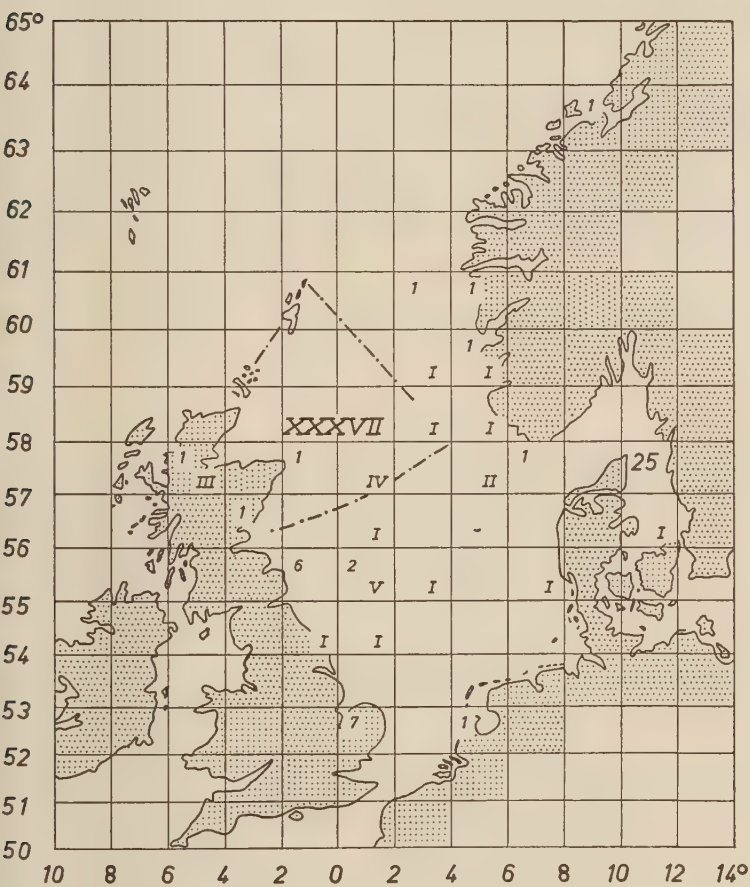
Abb. 2: Anzahl der in den einzelnen Monaten gefangenen Brachsenmakrelen.

im Monat November auf, das nach beiden Seiten gleichmäßig abfällt. Es ist nicht anzunehmen, daß eine wesentliche Veränderung dieser Kurve durch die von RAE und WILSON in den „Annales Biologiques“ erwähnten 37 Exemplare, die im letzten Vierteljahr des Jahres 1949 in den Gewässern östlich der Shetlands und der nordöstlichen Küste von Schottland gefangen worden sind, eintreten wird. Viele Autoren haben auf Grund der ihnen mitgeteilten Fänge angenommen, daß *Brama rayi* nur nach der sommerlichen Erwärmung des Wassers in der Nordsee und der Transition Area auftritt. JENSEN (1937) nimmt für letztere sogar an, daß die in diesem Gebiet im letzten Viertel des Jahres vorhandenen Exemplare absterben, sobald das Wasser kalt wird, da noch keines in den ersten Monaten des Jahres gefangen wurde. Bereits EHRENBaum machte darauf aufmerksam, daß die im Jahre 1927 beobachtete Einwanderung zu einer Zeit stattfand, in der das Temperaturmaximum in der Nordsee bereits überschritten war. Im Jahre 1950 und 1951 wurden in den ersten vier Monaten — in einer Zeit, in der das Wasser am stärksten abgekühlt ist — vier bzw. sieben Exemplare an der Westkante der norwegischen Rinne von Fischdampfern lebend gefangen. Der Fang in diesem Gebiet, das bisher von Fischdampfern nur äußerst selten zu dieser Jahreszeit aufgesucht worden war, weist erneut darauf hin, daß die Auswahl der Fangplätze und die Befischungsintensität auf ihnen eine nicht zu unterschätzende Bedeutung für die Beurteilung der Verbreitung einer Tierart haben. Man könnte vermuten, daß sich *Brama rayi* mit zunehmender Abkühlung des Wassers in größere Tiefen zurückzieht und dort überwintert. Diese Vermutung kann jedoch nur durch weitere Fänge aus diesem Gebiet bestätigt werden.

Die Verbreitungskarten, die ich für die einzelnen Monate der Jahre 1927/28 und 1949/50 gezeichnet habe, zeigen wenig charakteristische Züge. Viel eindrucksvoller ist eine Zusammenfassung der jeweiligen „Fangaison“ (September bis April), die ich in Tafel 3 vorlege. Diese beiden Jahre habe ich aus zweierlei Gründen ausgewählt. Einerseits ist in ihnen die größte Anzahl Brachsenmakrelen beobachtet, andererseits sind mit der Modernisierung der Fischdampfer und ihrer Fanggeräte in der Saison 1949/50 andere Fangplätze aufgesucht worden als 1927/28. In der Karte, in der die Anzahl der in der Fangaison 1927/28 gefangenen Fische mit arabischen, die der Saison 1949/50 mit römischen Zahlen eingetragen sind, lassen sich die in der summarischen Jahreskarte (Tafel 2) beschriebenen Tendenzen deutlich herauslesen. Für die Fangaison 1927/28 wurden die meisten Exemplare in unmittelbarer Nähe der Küste gefangen. Deutlich erkennt man, daß sowohl ein Einstrom von Norden als auch von Süden in die Nordsee stattgefunden haben muß. In der Fangaison 1949/50 finden wir, wie zu erwarten, eine andere Verteilung. Sämtliche Fänge wurden nördlich des 54. Breitengrades, meist auf den Trawlheringsfanggründen, gemacht. Es

Tafel 3: Vergleich der in der Saison 1927/28 (arab. Zahlen) gefangenen Brachsenmakrelen mit denen der Fangaison 1949/50 (röm. Zahlen). Große Zahlen: summarische Werte (vgl. Abb. 1).

Tafel 3



et den Anschein, als ob im Jahre 1949 lediglich ein Einstrom durch die Lücke der Shetland- und Orkneyinseln stattgefunden hat, da mir keine Mitteilungen über Fänge südlich des 54. Breitengrades vorliegen.

Eine Überprüfung der meteorologischen Verhältnisse, die nicht für alle Langjahre möglich war, ergab für die Jahre 1927, 1948 und 1949 das Überwiegen von W-SW-Winden, so daß man mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen kann, daß auch in der Fangsaison 1949/50 wenige Exemplare, die im Jahre 1927/28, von Süden in die Nordsee eingewandert sein müssen, nicht beobachtet wurden.

Die Brachsenmakrele ist in unserem Gebiet, fischereiwirtschaftlich gesehen, bedeutungslos. Die relative Häufigkeit, mit der diese Fischart in den letzten drei Jahren beobachtet worden ist, könnte jedoch den Anlaß geben, an eine Veränderung innerhalb der Zusammensetzung der marinen Fauna zu denken (vergl. LEGENDRE). Die Mängel des bisher vorliegenden Materials gestatten es vorläufig nicht, die angeschnittenen Fragen zufriedenstellend zu beantworten.

Anschrift des Verfassers:

Dr. C.-H. Brandes, Institut für Meeresforschung, Bremerhaven-G.

Literaturverzeichnis

- BOUCH, J.: A History of the Fishes of the British Island. London 1877.
CUVIER, B. u. VALENCIENNES, M.: Histoire Naturelle des Poissons. Paris 1831.
DAY, F.: The Fishes of Great Britain and Ireland. London 1880/84.
HRENBAUM, E.: Ungewöhnliche Vorkommnisse in der Nordsee. Der Fischerbote, Bd. XIX, 1927.
— Der Schwarm von Brachsenmakrelen. Ibid. Bd. XX. 1928.
— Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. Stuttgart 1936.
— Eier und Larven von Fischen. Teil I. Nordisches Plankton. Kiel und Leipzig 1905.
JUNTER, A.: Catalogue of Acanthopterygian Fishes of the British Museum. Vol. II, London 1860.
NENSEN, A. J. C.: Seasonal Guests in Transition Area. Rapp. et. Proc.-Verb., C II, 1937.
ROYER, H.: Danmarks Fiske. Kopenhagen 1838/1840.
LEGENDRE, R.: *Brama Raji* BL.: Sa Présence au Large des Côtes sud de la Bretagne. Bull. Société Zoologique de France, Bd. 49, 1924.
OHR, E.: Scombriformes. Tierw. d. Nord- u. Ostsee. 1927.
— Pisces Nachträge. Ibid. 1929.
NILSSON, S.: Scandinavisk Fauna. Lund 1855.
DOLL, M.: Poissons Marins. Fauna de Belgique. Bruxelles 1947.
DAE, B. u. WILSON, E.: Rare Fishes. Annales Biologiques. Vol. VII (in Vorbereitung).
DEKE, H. C.: Pisces. Fauna van Nederland. Bd. X, T. I—II, Leiden 1941.
JAEUMUNDSSON, B.: Marine Pisces. The Zoology of Iceland. Kopenhagen u. Reykjavik 1949.
SCHMIDT, Johs. u. STRUBBERG: Mediterranean Bramidae and Trichiuridae. Rep. Dan. Oceanogr. Exp. 1908—1910. Kopenhagen 1918.

SCHNAKENBECK, W.: Über außergewöhnliche Fänge. Fischmarkt N. F. 1. 1933.
SOLJAN, T.: Ribe Jadrana. Split 1948.
WRIGHT, W. u. SMITT, F. A.: A History of Scandinavian Fishes. Stockholm 1890.

Zu ganz besonderem Dank bin ich folgenden Kollegen verpflichtet, die mir in entgegenkommender Weise mündlich oder schriftlich weiteres Material zur Verfügung stellten:

BLACKER, R. W.: Lowestoft; FRIDRIKSSON, A.: Reykjavik; KOEFOED, E. Bergen; KOTTHAUS, A.: Bremerhaven; MARSHALL, N. B., London; RAE, B. Aberdeen; RUSSEL, F. S.: Plymouth; SCHNACKENBECK, W.: Hamburg; TÅNING A. V.: Charlottenlund.

Ein neues Gerät zur Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung kleiner Flüssigkeitsmengen.¹⁾

Von Otto Kinne

Einleitung.

Das hier beschriebene Gerät beruht auf der zuerst von DRUCKER und SCHREINER (1913) angewandten Methode, die zu bestimmende Probe zunächst einzufrieren, dann durch langsames Erwärmen zu schmelzen und die auftauenden Eiskristalle zu beobachten. Das Verschwinden des letzten Eiskristalles gibt die Lage des Gefrierpunktes an. Nach dieser Methode bestimmte FRITSCH (1916) die Gefrierpunktserniedrigung von Daphnienblut mit einer Genauigkeit bis zu $0,01^{\circ}\text{C}$ bei einer Blutmenge von 1 bis mm^3 . In den folgenden Jahren wurde die DRUCKER- und SCHREINER-Methode verschiedentlich modifiziert und verbessert: CAPPELLETTI (1939), ROSEBACH (1940), RAMSAY (1949) und andere. Die Erzielung der zur Messung erforderlichen Temperatur blieb jedoch an meist zeitraubende und umständliche Manipulationen oder an einen teuren Trockenschrank gebunden (RAMSAY). Außerdem mußte die Probe in einem gesonderten Arbeitsgang eingefroren werden.

Das neue Gerät ermöglicht das Einfrieren der Probe in einem Arbeitsgang mit der Messung bei einfacher, sauberer Arbeitsweise. Es ist mit einfachen Mitteln herzustellen.

Beschreibung des Gerätes.

Ein aus 7 mm starkem Sperrholz angefertigter, mit doppeltem Boden und doppelten Wänden versehener Kasten und sein leicht abnehmbarer Deckel sind fest mit Glaswolle ausgestopft (Tafel 4 bis 6). Die Vorderfläche des Kastens besteht nur aus der äußeren Sperrholzschicht und ist fensterartig ($15 \times 8\text{ cm}$) ausgespart. Hinter ihr steht ein Aquarium (A) mit der Bade- und Feuchtigkeitsigkeit (15—20% Alkohol), dessen Rückwand, Seitenwände und Boden aus 2 mm Messingblech bestehen und dessen Vorderwand von einer 2 mm starken Scheibe aus Spiegelglas (Bauglas) gebildet wird.

Die Rückwand des Kastens ist durchbohrt. In der Durchbohrung sitzt, durch einen massiven Holzklotz (schraffiert) gehalten, ein Aluminiumrohr (R), das als Gleitlager für den Teakholzschieber (Sch) dient. Dieser ist fest angebracht und nimmt den CO_2 -festen Druckschlauch auf, der den Verteiler (V)²⁾ mit der CO_2 -Flasche verbindet.²⁾ Innen endet der Schieber in einem vierkantigen Eichenklotz, der den Verteiler umfaßt und den Beutelhälter (Bh), an dem der Beutel (B) mit Metalleisten angeschraubt ist, trägt. Bei Einleiten von CO_2 -Gas füllt sich der Beutel mit Schnee; durch den Schieber

¹⁾ Für die Anregung zu dieser Arbeit danke ich Herrn Prof. Friedrich.

²⁾ Siehe besondere Hinweise.

kann er innerhalb des Kastens in jede gewünschte Lage gebracht werden. An dem aus der Rückwand herausragenden Teil des Schiebers ist zweckmäßig eine Einteilung anzubringen, die auch bei geschlossenem Deckel die Lage des gefüllten Beutels anzeigt.

Im Inneren ist an der rechten Seite eine Aussparung vorhanden, in die das Einfriergefäß (EG), ein einfacher Standzylinder aus Glas mit 3 cm \varnothing untergebracht ist (Tafel 5). Es ist etwa 4 bis 5 cm hoch mit 96% Alkohol gefüllt. Um auch bei geringem CO_2 -Verbrauch die zum Einfrieren der Probe erforderliche sehr tiefe Temperatur des Alkohols zu erreichen, ist das Einfriergefäß 5 cm tief in den Boden des Kastens eingelassen und steht bei normaler Beutelstellung genau in Höhe des Beutels.

Der Deckel des Kastens besitzt fünf Durchbohrungen: vier über dem Aquarium und einen über dem Einfriergefäß. Durch diese werden Rührer, Probenhalter, Beckmann-Thermometer und Heizer ins Aquarium, ein weiterer Probenhalter ins Einfriergefäß geführt. Der Deckel muß so auf den Kasten aufgepaßt sein, daß er beim Einblasen des CO_2 durch den Gasdruck leicht angehoben werden kann und so das überschüssige Gas entweichen läßt.

Die punktiert gezeichneten Flächen sind zur Erreichung einer guten Isolation und Abdichtung mit 5 mm starkem Filz beklebt.

Der Probenhalter ist ein Vollglasstab, an dem mit einem Gummischlauch ein Hg-Gefäß von den Dimensionen der Hg-Kugel des Beckmann-Thermometers befestigt ist. Auf diesem Gefäß werden die zu bestimmenden Proben angebracht (s. S. 49).

Durch den 25—30-W-Heizer (H), der über einen Drehwiderstand regulierbar ist und eine möglichst geringe Trägheit besitzen soll, wird eine genaue Temperaturregelung in der Badeflüssigkeit möglich. Der Rührer sichert eine homogene Temperatur im Aquarium; auch der Rührmotor kann über einen Drehwiderstand reguliert werden.

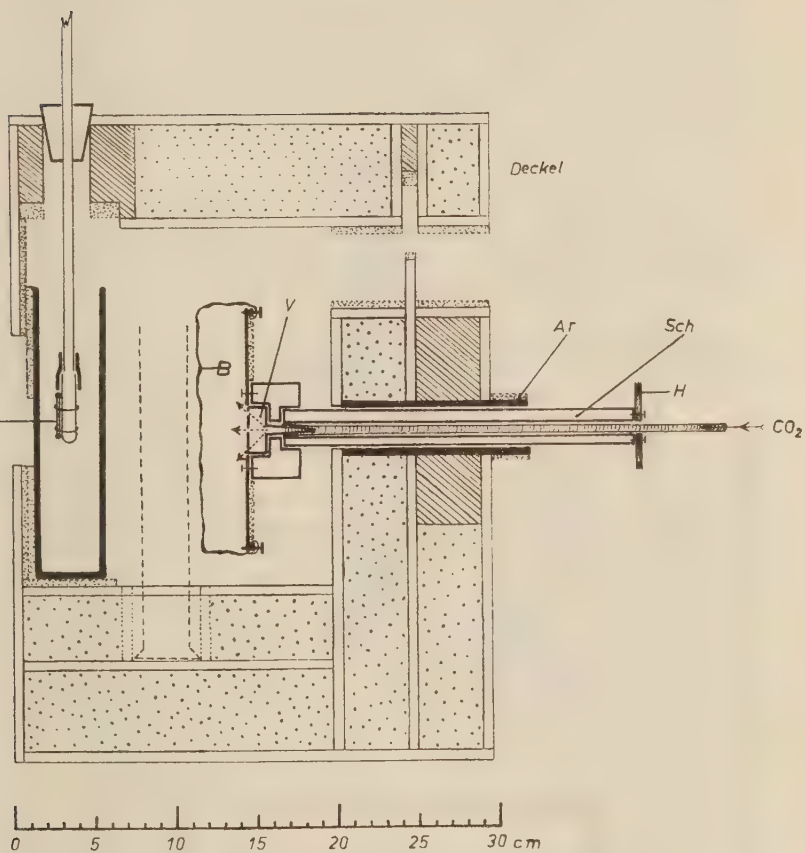
Das benutzte Thermometer ist ein Beckmann-Thermometer mit $\frac{1}{100}^\circ\text{C}$ -Einteilung; es wird vor Messungsbeginn mit einer NaCl-Lösung bekannter Konzentration geeicht. Die Beobachtung der Probe erfolgt mit einem Horizontalmikroskop (Optik: Zeiß Ok. 15, Obj. 3 u. 8). Zur Beleuchtung dient eine Niedervoltlampe mit Projektionseinrichtung und vorzuschaltendem Wärmefilter (Schott-Farbglass BG, 19,6 mm stark). Die seitliche Stellung der Lampe ist zur Erzielung der besten Beleuchtung zu variieren.

Das Beschicken der Kapillaren.

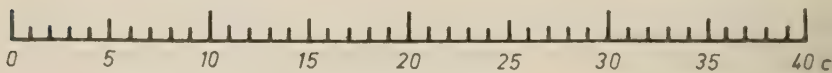
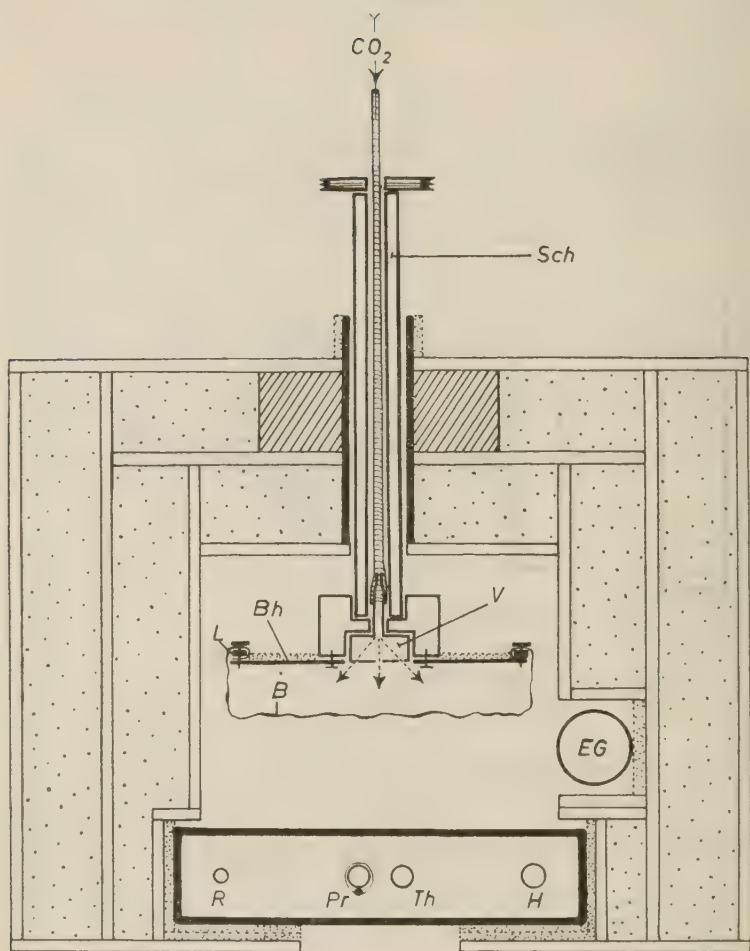
Die Kapillaren werden aus Duranglas von 1 bis 2 mm Durchmesser gezogen. Sie sollen bei einer Flüssigkeitsmenge von $0,04 \text{ mm}^3$ eine lichte

Tafel 4: Längsschnitt. A Aquarium, Ar Aluminiumrohr, B Beutel, H Handgriff, Pr Kap Probekapillare, Sch Schieber, V Verteiler. Schraffiert massives Holz, grob punktiert Glaswolle, feinpunktiert Filz, gestrichelt Einfriergefäß.

Tafel 4



Tafel 5



weite von etwa 0,3 mm haben. Die Länge der Probe darf den zweifachen Durchmesser nicht überschreiten (Vermeidung von Temperatur- und Konzentrationsschichtung). Es empfiehlt sich, in jede Kapillare zwei Proben zu nehmen, so daß man sich die geeignetste Probe auswählen kann und gleichzeitig eine Kontrollmöglichkeit besitzt. Vor und hinter jeder Probe wird etwas flüssiges Paraffin in die Kapillare aufgenommen, um jede Verengung zu vermeiden. Mit einem Pipettenhütchen und einer Schraubemme kann die Probe gegen die Kapillarkraft an die gewünschte Stelle fixiert werden.

Oft ist es vorteilhaft, einen größeren Teil der zu untersuchenden Flüssigkeit mit einer Sammelkapillare zu entnehmen und erst mit dieser die Probekapillare zu beschicken. Dadurch wird die Entnahme der Körperflüssigkeit erleichtert und vor allem ein genaues Dosieren der Flüssigkeitsmenge ermöglicht. Die Spitze der engeren Sammelkapillare wird in die Probekapillare eingeführt (evtl. unter flüssigem Paraffin), und durch Abblasen mit dem Mund die gewünschte Probenmenge in die Kapillare gebracht. Ist die übertragene Flüssigkeitsmenge zu groß (Länge der Probe größer als ihre doppelte Breite), so kann der Überschuß durch die größere Kapillarkraft der engeren Sammelkapillare abgesogen werden.

Von der so beschickten Probekapillare wird nun der die Proben enthaltende Teil, der etwa 2 bis 3 cm lang ist, abgetrennt. Beide Enden werden zunächst mit Paraffin (Schmp 42°C) und dann mit Picein oder Tegellack abgedichtet und danach die Kapillare mit einem übergestreiften Metallband am Probenhalter befestigt. Bei Untersuchungsreihen mit deutlich abgestuftem Δ kann man vier bis fünf Proben nebeneinander befestigen und in einem Arbeitsgang nacheinander messen. Eine Messung dauert etwa 15 Minuten.

Es wurden Proben von $0,1\text{ mm}^3$ bis $0,0001\text{ mm}^3$ bestimmt. Wie schon RAMSAY zeigen konnte, arbeitet die Gefrierpunktmethode mit kleinen Mengen besser als mit größeren. Die etwas kompliziertere Herrichtung von Kapillaren mit Probenmengen von der Größenordnung $0,1 \times 10^{-3}\text{ mm}^3$ ist in der ausführlichen Arbeit von RAMSAY beschrieben.

Abbildung einer Messung.

1. Der Beutel wird durch Einblasen von CO_2 etwa zur Hälfte mit Schnee gefüllt und nach vorn an die Rückwand des Aquariums geschoben. Bei einer Raumtemperatur von 16°C nimmt die Abkühlung der Badeflüssigkeit auf -4°C etwa 1—2 Stunden in Anspruch. Sobald die gewünschte Temperatur erreicht ist, wird der Schneebeutel bis in Höhe des Einfriergefäßes zurückgenommen und die Probe eingefroren.

2. Der Probenhalter wird mit der gefrorenen Probe aus dem Einfriergefäß durch die entsprechende Öffnung im Deckel in das Aquarium eingebracht.

Fafel 5: Aufsicht. Bh Beutelhalter, EG Einfriergefäß, H Heizer, L Metalleiste zur Befestigung des Beutels, Pr Probenhalter, R Rührer, Sch Schieber, Th Beckmann-thermometer, V Verteiler.

und der Rührmotor in Bewegung gesetzt. Danach wird der Heizer solange voll eingeschaltet, bis die Hälfte der Probe geschmolzen ist.

3. Die Heizintensität wird reduziert. Sobald nur noch 3—4 Eiskristalle vorhanden sind, wird die Temperatur 4 Minuten annähernd konstant gehalten und anschließend so weiter geheizt, daß die Temperatur in 1—2 Minuten um etwa $0,01^{\circ}\text{C}$ ansteigt. Wenn der letzte Eiskristall zu schmelzen beginnt, wird die Temperatur auf $0,005^{\circ}$ genau abgelesen. Die erneute Abkühlung kann nunmehr durch Verschieben des Beutels (evtl. neues Einblasen) in wenigen Minuten erfolgen.

Genauigkeit.

Die Meßergebnisse von sechs verschiedenen Proben einer 1% NaCl-Lösung sind als Beispiel in Tab. 1 wiedergegeben.

Tabelle 1.

	$^{\circ}\text{C}$
1 % NaCl-Lösung	0,605
	0,600
Flüssigkeitsmenge 0,04 mm ³	0,600
	0,595
	0,590
	0,605

Aus diesen Messungen ergibt sich ein mittlerer Fehler von $0,006^{\circ}\text{C}$. Unter der Voraussetzung, daß bei keiner Messung der Fehler das Dreifache des mittleren Fehlers übersteigt, beträgt damit die Genauigkeit der Methode $0,018^{\circ}$ oder $0,03\%$ NaCl bei einer 1%igen NaCl-Lösung.

CAPPELLETTIS Arbeit enthält keinerlei Hinweise über angestellte Messungen und Genauigkeit der Methode. MOSEBACH gibt eine Genauigkeit von $0,01$ bis $0,02^{\circ}\text{C}$ an. RAMSAY findet für NaCl-Konzentrationen bis zu 2% eine Genauigkeit von $0,03\%$ NaCl. Diese Werte stimmen mit unseren vollkommen überein.

Besondere Hinweise.

Das mit Schutzlack bestrichene Holz wurde bei Ausführung der Holzarbeiten geleimt und genagelt.

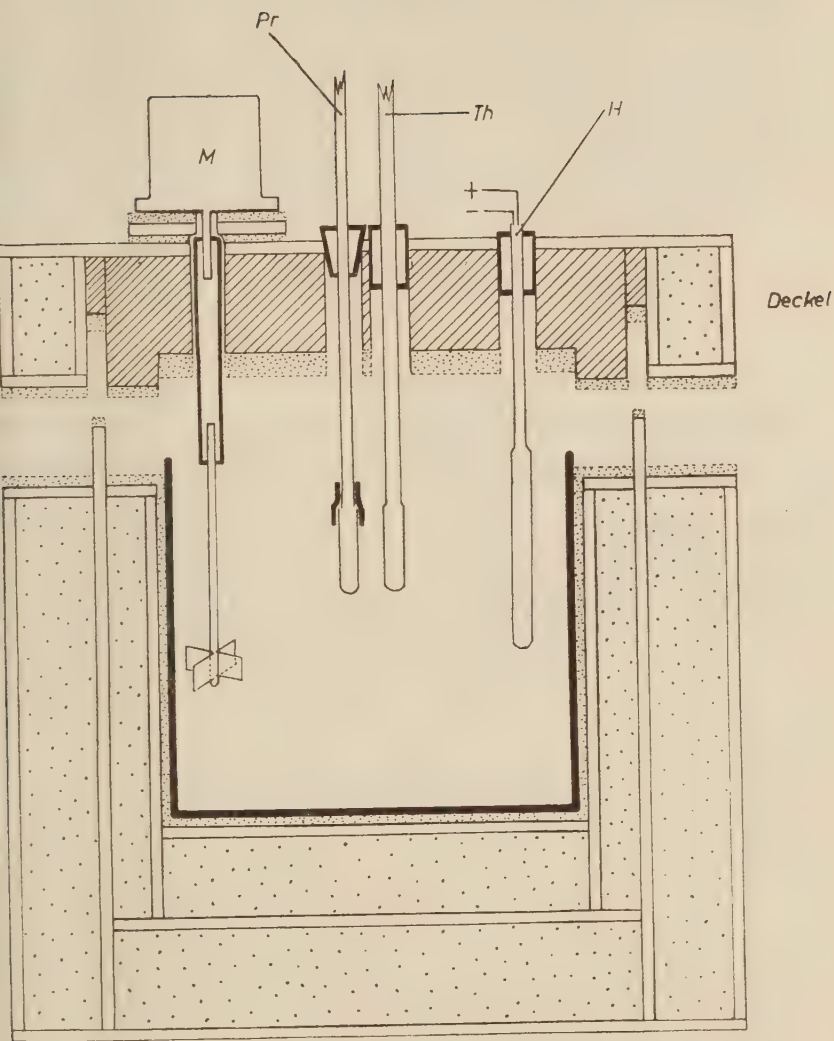
Um eine Verunreinigung der Badeflüssigkeit zu vermeiden, muß die Scheibe so eingekittet werden, daß möglichst wenig Kitt (Mennigekitt) mit dem Alkohol in Berührung kommt.

Der Verteiler ist eine 2 cm starke Messingscheibe mit einem Anschlußstück für den CO_2 -festen Gummischlauch. Fünf Durchbohrungen (3 mm \varnothing) verteilen das Gas nach Art einer Gießkanne in den Beutel. Der Beutel besteht aus festem Stoff (Segelleinen oder Drillich).

Die benutzte 20-kg- CO_2 -Flasche mit Steigrohr reicht bei 16°C Raumtemperatur etwa acht Tage zu je zehn Arbeitsstunden.

Tafel 6: Querschnitt in Höhe des Aquariums. H Heizer, M Motor, Pr Probenhalter, Th Beckmann-Thermometer.

Tafel 6



0 5 10 15 20 25 30 35 40 cm

Das Beschlagen des freien Teiles der Aquarienscheibe nach der Abtupfung wird durch Bepinseln mit verdünnter Glycerinlösung vermieden. Zum Einblasen des CO_2 -Gases wird der Schlauch nicht mit den üblichen Drahtschlaufen am Anschlußstück der CO_2 -Bombe befestigt, sondern nur lose aufgesteckt und mit der linken Hand beim Aufdrehen des Ventils festgehalten („Sicherungsventil“ bei zu großem Druck). Der Beutel wird vor-
sichtshalber nie ganz mit Schnee gefüllt, da andernfalls leicht Einreißen oder Platzen eintreten kann. Es empfiehlt sich, das Einblasen zunächst einige Male zu üben (wobei das Beckmann-Thermometer zweckmäßigerweise entfernt wird) und die CO_2 -Schnee-Ausbeute zu beobachten.

Anschrift des Verfassers:
O. Kinne, Institut für Meereskunde der Universität Kiel.

Literaturverzeichnis

- APPELLETTI, C.: (1939), L'impiego dell'anidride carbonica solida (ghiaccio secco) nella semimicro- e microcrioscopia. *Nuovo giornale botanico italiano* 46, pp 334—338.
- RUCKER, C. u. SCHREINER, E.: (1913), Mikrokryoskopische Versuche. *Biol. Zbl.* 33, pp 99—103.
- RITSCHE, H.: (1916), Studien über die Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeiten bei *Daphnia magna*. *Int. Rev. Hydrobiol.* 8, 22—80, pp 125—203.
- ROSEBACH, G.: (1940), Ein Mikroverfahren zur kryoskopischen Untersuchung saftreicher Gewebe. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 58, pp 29—40.
- RAMSAY, J. A.: (1949), A new method of freezing-point determination for small quantities. *Journ. Exp. Biol.* Vol 26, Nr. 1, pp 54—64.

Die in Nordwestdeutschland gefundenen ufer- und bodenbewohnenden *Saprolegniaceae*

Von Willy H ö h n k

Mit 9 Tafeln

1. Einleitung	Seite 52
2. Beobachtungen an Reinkulturen	„ 54
3. Schlüssel zum Bestimmen der Gattungen	„ 58
4. Spezieller Teil:	
a) Die Gattung <i>Calyptralegnia</i>	„ 59
b) „ „ <i>Thraustotheca</i>	„ 62
c) „ „ <i>Brevilegnia</i>	„ 65
d) „ „ <i>Geolegnia</i>	„ 79
e) „ „ <i>Aplanopsis</i> nov. gen.	„ 85
5. Zusammenfassung	„ 88
6. Literaturverzeichnis	„ 89

1. Einleitung

Die zweckentsprechende Behandlung von Bodenproben hat dargetan, daß auch die Mitglieder der *Saprolegniaceae* zu den häufigen Bewohnern des nicht submersen Bodens gehören. Der alte Name Wasserpilze wird darum heute nur noch beschränkt angewendet.

Mycelien fast aller Gattungen der Familie sind im Boden nachgewiesen worden, und mit dem Erscheinen der noch fehlenden kann gerechnet werden.

Doch es hat sich herausgestellt, daß nur eine relativ kleine Zahl der Arten der formenreichen Gattungen *Saprolegnia* und *Achlya* häufiger im Boden gefunden werden; dabei ist abzusehen von künstlich bewässerten Gärten oder gelegentlich überfluteten Ländereien. Die Mehrzahl der Arten dieser beiden Gattungen korrespondiert auch in ihren diagnostisch verwerteten sporangialen Kriterien zu ihrem wässrigen Standort.

Die häufig, regelmäßig oder ausschließlich im Boden vertretenen *Saprolegniaceae* gehören den jüngeren Gattungen an. Ihre Charaktere sind als abgeleitet zu betrachten. Dafür lassen sich auch Ableitungsreihen aufweisen, die die allgemeine Richtung vom Wasser aufs Land klar illustrieren. Solche gleitende Reihen sind aufzuzeigen an den Sporangien,

der Individualisierung und dem Planetismus der Sporangiosporen und der Zahl der Oosporen in einem Oogonium.

Die Hyphenbreite von 40 bis 60 und mehr μ bei *Saprolegnia* oder *Chytrid* wird bei den obligaten Bodenbewohnern auf 10 bis 20 μ verringert, und im Zusammenhang damit tritt an die Stelle der Vielreihigkeit der Sporen im Sporangium bei den aquatischen Formen die Wenig- bzw. Einreihigkeit bei den terrestrischen Formen.

Der Planetismus der Zoosporen bei den aquatischen Pflänzchen wird zum Planetismus bei den terrestrischen Pflanzen, und zwar in sukzessiver Abminderung. Erst wird der Dimorphismus der Zoosporen zum Monomorphismus, und dann wird der Planetismus schrittweise unterdrückt (z. B. bei den Gattungen *Calyptralegnia* und *Thraustotheca*). Das führt zu den mehrreihigen Sporangiosporen, die bei *Brevilegnia*-arten besonders am Grunde des Sporangiums erscheinen und dann bei *Geolegnia* ausschließlich gebildet werden. Das letzte Glied in dieser Reihe ist bezeichnet durch die Gattung *Aplanopsis* nov. gen., bei der die ganze Sporangienbildung unterdrückt wird.

Die dritte Ableitungsreihe ist in der Zahl der Oosporen in einem Oogon gegeben. Die den Oogonen homologen Sporangien haben bei den aquatischen Formen viele, oft mehrere Hunderte von Zoosporen. Die Reduktion der Zahl auf einige Dutzend oder weniger Oosporen wird kompensiert durch die Größenzunahme und die reichliche Ausrüstung mit Speicherung der letzteren.

Die Reduktion der Oosporenzahl in einem Oogon von vielen über wenige auf eine kann auch bei den vielsporigen submersen *Saprolegnia*- und *Chytrid*-arten auftreten. Sie ist dann bedingt durch Nahrungsarmut und tritt besonders bei alternden Pflänzchen auf; die Durchschnittszahl der Oosporen in einem Oogon in einer Kultur wird dadurch nur wenig verändert; es bleiben immer viele oder mehrere Oosporen in einem Oogon. Die hier genotypisch bedingte Einzahl ist aber bei den Arten der Gattungen *Brevilegnia*, *Geolegnia* und *Aplanopsis* konstant geworden und erblich fixiert. Auch bei Nahrungsfülle und üppigem Wuchs treten keine mehr- oder vielreihigen Oogone wieder auf. Die genotypisch bestimmte Einzahl der Oosporen ist zu einer Sackgasse geworden. Der Entwicklungsprozeß ist nicht reversibel.

Die Studien zur Verbreitung dieser Phycomycetenfamilie haben ergeben, daß die weitaus meisten Arten aller Gattungen mit vielen oder mehreren Oosporen im Oogon die wässrigen Habitate bewohnen, während die nur an terrestrischen Standorten gefundenen nur eineiige haben. Auch diese Gattungsfamilie hat den Schritt vom Wasser aufs Land vollbracht, und die Reduktion der Oosporenzahl im Oogon ist dafür das phylogenetisch bedeutendste unter den angeführten Kriterien.

Wie in vielen anderen Pflanzengruppen geht die Entwicklung von vielreihigen Anlagen oder bei höheren Pflanzen von vielen Fruchtanlagen in einer Blüte aus und führt über die Zahlverminderung zur Einzahl.

Gekoppelt damit treten weitere morphologische Differenzierungen auf, die innerhalb engerer Gruppen, jedes für sich betrachtet und abgeleitet, die allgemeine Entwicklungsrichtung wechselweise illustrieren und mosaikhaft ergänzen.

Diese, weniger oder mehr abgeleiteten und dem Leben in terrestrischen Habitaten angepaßt erscheinenden *Saprolegniaceae* sind in dieser Arbeit behandelt, während die für den Boden weniger oder nicht bezeichnenden Formen anderer Gattungen, die auch aus Bodenproben isoliert wurden, nicht eingeschlossen sind.

Behandelt sind hier die Gattungen *Thraustotheca*, *Brevilegnia*, *Geolegnia*, *Aplanopsis* nov. gen. und *Calyptralegnia*. Die drei ersten stehen nach ihrer Morphologie einander näher als den beiden anderen; so nahe, daß sie hier als eine Unterfamilie, *Thraustothecoideae*, zusammengefaßt werden.

Über diese Pilze ist selten berichtet worden. Außer der amerikanischen Literatur sind mir nur einzelne Funde aus Lettland durch APINIS (1929), aus England durch FORBES (1934) und J. VIMEY-COOK und aus Deutschland durch HÖHNK (1935) und RICHTER (1937) bekannt geworden.

Von den aufgeführten fünf Gattungen mit zwölf Arten, einer Varietät und drei Rassen sind hier drei Gattungen mit vier Arten im Brackwasser oder an seinem Ufer aufgetreten, die anderen im Uferstreifen des Süßwassers in feuchten, humosen, schwarzerdigen Habitaten oder im Ackerboden der Geest, alle im nordwestdeutschen Raume, und zwar in der Umgegend Plöns in Holstein (am Schöhsee und am Kleinen Uklei), bei Bremen und bei Bremerhaven.¹⁾

Die befolgte Methode des Fanges und der Kultur habe ich 1935 dargestellt.

2. Beobachtungen an Reinkulturen

Einige Eigenheiten an den Reinkulturen veranlaßten eine längere und kontinuierliche Beobachtung, und zwar traten sie auf bei den Reinkulturen von *Brevilegnia diclina*.

Mycelien, die der Diagnose dieses Pilzes entsprachen, wurden mehrere Male von verschiedenen Bodenproben isoliert, rein kultiviert und dann zu Einsporenkulturen geführt. Sie mögen zunächst mit RK 38 und RK 40 bezeichnet werden. RK 38 erreichte an Ameisenpuppen gewöhnlich eine Hyphenlänge von 5 bis 6 mm, RK 40 dagegen fast das Doppelte, 10 bis 12 mm. Die Maße blieben in den Tochterkulturen angenähert konstant. Diese auffallende Tatsache veranlaßte die Herstellung von Einsporenkulturen,

¹⁾ Diese Arbeiten wurden im Rahmen anderer während zweier Gastaufenthalte in der Hydrobiologischen Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft in Plön (Holstein) begonnen, fortgesetzt im Übersee-Museum in Bremen und abgeschlossen im Institut für Meeresforschung in Bremerhaven. Den Leitungen und den Herren der beiden erstgenannten Institute bin ich dankbar für die Arbeitsplätze und die Erleichterungen, die sie mir bereitwilligst gewährten.

und zwar jeweils ausgehend von einer kleinen, kugeligen, prospektiv einernigen Spore.

Die Folgekulturen davon zeigten bezüglich der Hyphenlänge denselben Unterschied. Das führte zu der Annahme, daß dieser im Genotypus begründet sei. Darum wurden sie gleichzeitig, nebeneinander unter den gleichen äußeren Bedingungen und im gefilterten Wasser des jeweiligen Standortes gezogen. Sie standen verdeckt, im Zimmer, dessen Temperatur zwischen 14 bis 22° C schwankte. Auf eine „Substratmüdigkeit“, wie RICHTER (1937) sie erwähnte, wurde geachtet; sie trat nicht auf. Alle protokollierten Mycelien wuchsen kräftig, ja üppig.

Die Aufzeichnungen wurden über vier Folgen von doppelten Tochterkulturen gemacht. Alle sagten dasselbe. Die Hyphenlänge der RK 38 verhält sich zu der von RK 40 etwa wie 1:2 oder doch 3:5. Ein Auszug aus dem Laborjournal ist bei der Behandlung der *Br. diclina* p. 74 wiedergegeben.

Der Vergleich der täglichen Eintragungen dort zeigt noch mehr. Vom zweiten Tage ab war die Längenproportion schon vorhanden, obwohl beide Pilze gleichzeitig das erste Sporangium bildeten. Das Wachstum stagnierte bei der RK 38 vom achten, das der RK 40 etwa vom neunten Tage an. D. h., in fast gleicher Zeit war die doppelte Hyphenlänge erreicht.

Nicht nur diese Tatsache, sondern deutlicher noch ließ der Gleichklang der Lebensrhythmen den Schluß zu, daß die auffällig unterschiedliche Länge der Pflänzchen genotypisch bedingt sei.

Am vierten Tage waren an den Einzelhyphen in beiden Kulturen meistens das 3. oder 4. Sporangium gebildet oder übergipfelt. Am achten Tage traten in beiden die für die Bodenpilze so charakteristischen dünnen, verästelten, metangientragenden Seitenästchen auf, nur um wenige Stunden war RK 38 dem anderen Mycel voraus. Gleichzeitig zeigte sich auch der Reifungsprozeß bei den Oogonen und Oo- bzw. Parthenosporen. Der Umstand, daß nach zwei bis drei Wochen in beiden Mycelien 10 bis 15 % zerfallene Oo- bzw. Parthenosporen gefunden wurden, dürfte illustrieren, daß durch die Substratwahl und äußere Einflüsse keins der beiden Mycelien ungünstiger behandelt worden war als das andere. RK 38 und RK 40 können darum als zwei verschiedene Rassen der gleichen Art, die eine als kurz- und die andere als langwüchsig, angesehen werden.

Außer diesen beiden Isolierungen war die RK 104a ebenfalls eine *B. diclina*. Sie wurde gleichzeitig in die erwähnten Beobachtungsreihen mit eingeschaltet. Sie entsprach im Entwicklungsrhythmus den beiden anderen auffallend, in der Wuchslänge ergab sich eine Übereinstimmung mit der kurzwüchsigen Rasse (RK 38), von beiden unterschied sie sich doch durch die starke sexuelle Neigung. Während die Auszählungen bei den oben behandelten Rassen 10 bis 15 % antheridienbesetzte Oogone ergab, lag bei der RK 104a der gleiche Quotient bei 66 % oder mehr. Ein weiterer Unterschied bestand darin, daß bei RK 38 und RK 40 dikline und anisogamie Antheridien in angenähert gleichen Zahlen vorhanden waren,

bei der RK 104a aber die diklinen stark überwogen. Die antheridialen, dünnen Seitenästchen der letzteren schlängelten sich gleichsam durch die z. T. dichten Oogonstände anderer Hyphen hindurch und beschickten mehrere hyphenfremde Oogone mit Nebenästchen, die eine oder auch einige Antheriden am Ende abtrennten.

Den beiden Rassen, kurz- und langwüchsig, ist eine dritte hinzuzufügen, die durch die ausgeprägt stärkere sexuelle Neigung unter gleichen Verhältnissen gekennzeichnet ist. Der von SCHLÖSSER eingeschlagene Weg, neben den Artnamen die Geschlechtlichkeit in Prozentsen zu setzen, ist hier leider nicht beschreibbar, weil die prozentuale Geschlechtlichkeit auf eine fixierte, gleichbleibende Temperatur, SCHLÖSSER wählte 16° C, bezogen werden muß. Nur dann schafft die Angabe für regionale Arbeiten Vergleichswerte. Darum sind die erhaltenen Mycelien wie folgt bezeichnet:

RK 104a	—	starke Sexneigung	—	kurzwüchsig	—	Rasse α
RK 38	—	geringe	—	—	—	Rasse β
RK 40	—	—	—	langwüchsig	—	Rasse "

Von diesen dreien entspricht die erste, α , nach der Art der Antheridien, nicht nach ihrer Zahl, HARVEYS Originalbeschreibung am meisten.

Es lag nahe, in die Beobachtungsreihen unter den gleichen Kulturbedingungen Mycelien anderer Arten einzuschalten. Das ist auch geschehen; im speziellen Teile sind kurze Auszüge aus dem Laborjournal von *Brevilegnia diclina*, *Br. subclavata*, *Geol. intermedia* und *Aplanopsis terrestris* gegeben. Verschiedene Rassen wie bei *Br. diclina* konnten bei den anderen Arten nicht festgestellt werden.

Vergleicht man aber die Gesamtentwicklungsdauer und den Beginn und die zeitliche Ausprägung der einzelnen Entwicklungsphasen dieser Pilze miteinander, ergeben sich deutliche Unterschiede. Dafür etwa allein die Nahrungsart (Substratwahl) verantwortlich zu machen, ist abwegig.

Die physiologischen Arbeiten, maßgeblich beeinflusst von KLEBS, haben gezeigt, daß die Differenzierungsprozesse eines solchen Mycels weitgehend durch äußere, chemische und physikalische, zeitweilig oder konstant wirkende Faktoren hervorgerufen, umgeschaltet oder teilweise rückläufig beeinflusst werden können. Extramatrikales Mycel kann sofort Infektionsschläuche und damit intramatrikales Mycel bilden, der Planetismus der Sporen kann mehrfach wiederholt und auch unterdrückt werden, man kann theoretisch unbegrenzt lange ein Mycel nur vegetativ wachsend erhalten, man kann plötzliche Sporulation hervorrufen, und man hat in einigen Fällen die Bildung der Sexorgane experimentell erzwingen oder deren Zahl beeinflussen können, und man hat auch begonnene Differenzierungsprozesse umschalten können, einmal oder mehrere Male.

Alle diese Möglichkeiten verraten den sehr geringen Grad der Differenzierung dieser Organismen. Sie treten in der Kulturschale an den Substraten wie Ameisenpuppen oder Hanfsamen, die als natürliche an-

gesprochen werden können, nicht oder nur als Zufallserscheinungen auf. Sie sind gegebenenfalls Hilfen, um die Kulturbedingungen systematisch vorteilhaft zu gestalten und einen Wuchs in der Kultur beurteilen zu können, ob er gestört oder ungestört verläuft, ob die Entwicklung vollständig oder gekürzt, kontinuierlich oder sprunghaft ist.

Vollständig ist eine Einzelentwicklung, wenn nach der Bildung des intramatrikalen Mycels die des extramatrikalen eintritt und sich hier äußert in drei Phasen: Vegetatives Wachstum, vegetative Propagation und Sexualität. In der Petrischale treten diese Phasen in der genannten Folge auf, wenn ein Substrat mit begrenzter Nahrungsmenge vorhanden ist und die Umweltbedingungen günstig sind. Günstig dürfen in der Regel für habitattypische Pilze die Bedingungen des natürlichen Standortes sein, die zugleich für habitatsfremde Zufallsfunde Entwicklungsstörungen (die zu verkürzten oder lückenhaften Lebensläufen durch Unterdrückung einer Phase oder gar zwei von ihnen oder zur auffälligen Betonung einer auf Kosten der anderen führen kann) und atypische Bildungen (z. B. Verschiebung der Quotienten Durchwachsung/Übergipfelung der Sporangien, phänotypische Reduktion der Oosporenzahl im Oogon oder kurzlebige und zerfallende Oo- bzw. Parthenosporen) weniger oder mehr bewirken. Sollte bei einem Mycel die zweite oder dritte Phase unterdrückt sein, kann die Feststellung, daß die Eigenschaft im Genotypus der Art begründet ist, erst durch Kulturexperimente wahrscheinlich gemacht werden.

Kontinuierlich ist die Entwicklung eines Pflänzchens, bei dem die Phasen in der bezeichneten Reihenfolge auftreten, jede von diesen eine eingipfelige Kurve darstellt und sich das Abklingen der vorigen mit dem Anklingen der nächsten kompensatorisch so überschiebt, daß sich für das Pflänzchen im morphologischen Bild eine ungestörte Leistungskurve ergibt.

Der vollständige und kontinuierliche Ablauf einer Entwicklung an einem Substrat mit begrenzter Nahrungsmenge in der Kulturschale bei günstigen Bedingungen gibt Vergleichsdaten, sowohl für systematische Zwecke als auch für ökologische Betrachtungen. Die Auswertung für die Systematik ist im speziellen Teil versucht worden. Die ökologische Auswertung würde umfangreicher, besonders hinsichtlich der Propagationsziffer, wenn der Rahmen der Arbeit auch aquatische Arten und Gattungen eingeschlossen hätte. Für die behandelten systematischen Einheiten läßt sich sagen, daß, abgesehen vom höheren systematischen Wert der Oosporenstruktur gegenüber dem Sporulationstypus, die Sporulation der terrestrischen Formen abnehmende Tendenz hat und ebenso der Quotient Oo-/Parthenosporen. Die Parthenogenese wird für die Erhaltung der Art im Boden bedeutungsvoller. Bei *Aplanopsis terrestris* scheint es auch durch die hohe absolute Zahl der Parthenosporen illustriert zu sein, derart, daß die fehlenden vegetativen Sporen durch die gegenüber anderen Arten größere Zahl der besser ausgerüsteten Parthenosporen ausgeglichen wird, um die Art, korrespondierend zu ungünstigen Habitatsverhältnissen (Trockenheit), zum Überdauern befähigen.

3. Schlüssel zur Bestimmung der Gattungen

1. Der vollständige Entwicklungszyklus ist bekannt: Vegetatives Wachstum, veg. Propagation und die sexuelle Phase. — Die Sporangiosporen enzystieren sich im Sporangium und sind dann gewöhnlich polyedrisch und rundkantig bzw. -eckig. — Auftretende schwärmende Zoosporen sind monomorph und haben die zwei Zilien seitlich inseriert. — Oo- bzw. Parthenosporen zu vielen oder in Einzahl im Oogon.
 2. Die Sporangiumwand ist konsistent. Ihr oberer deckel- oder kappenartiger Teil springt ab oder klappt zurück; dadurch erhalten die Sporangiosporen ihren Austritt. — Oosporen, zentrischer oder subzentrischer Struktur, zu mehreren oder in Einzahl im Oogon . . . 1. *Calyptralegnia* . . . 59
 2. Die Sporangienwand ist dünn bis ephemer; sie platzt oder zerreißt gewöhnlich am Ende des Sporulationsprozesses. Die Sporangiosporen verschiedener Größe, ein- oder mehrkernig, fallen größtenteils in Gruppen oder einzeln ab. — Bei zwei *Brevilegnia*arten sporulieren die primären Sporangien nach dem *Achlyatypus*. — Oosporen haben exzentrische Struktur *Thraustothecoideae*
 3. Viele Oosporen im Oogon, Hyphen dick, Sporangien keulig 2. *Thraustotheca* . . . 62
 3. Eine Oospore im Oogon.
 4. Hyphen mitteldick, Sporangien zylindrisch oder keulig und enthalten gewöhnlich mehrere Reihen Sporen verschiedener Größe 3. *Brevilegnia* 65
 4. Hyphen eng, Sporangien fädig, enthalten eine Reihe kugeligere oder zylindrischer, mehrkerniger Plasmaballen . . 4. *Geolegnia* 79
 1. Der Entwicklungszyklus zeigt nur vegetatives Wachstum und die sexuelle Phase. Eine Oo- bzw. Parthenospore von zentrischer Struktur im Oogon 5. *Aplanopsis* 85

Spezieller Teil

Genus: *Calyptralegnia* COKER et COUCH, Journ. Mitchell Sci. Soc. 42, 219, 1927.

Einzigste Art: *Calyptra achlyoides* COKER et COUCH. Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 39: 112—115, pl. 8; 1923.

Mycel an Maiskörnern üppig; die Hyphen haben den *achlyoiden*, konischen Grundtypus. Sporangien endständig, an Haupt- und Nebenästen, \pm zylindrisch. Die Sporen einzystieren sich im Sporangium und treten, die an vorbereiteter Stelle attackantig abspringende Kappe zurückbiegend oder vor sich herschiebend, massig, zu Gruppen vereinigt oder auch einzeln, aus. Zysten rundkantig-polyedrisch, mittlerer Durchmesser $\pm 12 \mu$. Zoosporen monomorph, seitlicher Ziliensitz. Oogone endständig an Seitenzweigen, kugelig; enthalten wenige Oosporen (zwei oder drei), deren Durchmesser 40 bis 49μ . Antheridien nicht beobachtet (nach COKER und FORBES meistens vorhanden, androgyn und diklin). — Gemmen sehr selten.

Den ersten Fund dieses Pilzes in Deutschland habe ich schon 1935 erwähnt. Er war in Bodenproben vom Oberhammelwarder Strande an der Federweser enthalten, die im April und Juni 1934 während des höchsten Wasserstandes in Höhe des Wasserspiegels genommen wurden. Seither ist in Bodenproben des gleichen Standortes wiederholt aufgetreten.

An gekochten Maiskörnern entstanden üppige Rasen, deren Durchmesser etwa 3 cm betrug. Die Basis der Haupthyphen maß bis zu etwa 200μ . Bei geringeren Nahrungsmengen in großen Petrischalen mit viel Wasser blieben die Maße kleiner und entsprachen denen, die COKER und COUCH und FORBES angegeben haben.

Die junge, in ihrer oberen Hälfte noch nicht oder wenig gegliederte Hyphe war konisch zugespitzt. In den übrigen Wüchsen entstand in den sehr jungen, mit Plasma dicht gefüllten Hyphen zwischen Basisbreite (100μ) und Länge (3 bis 4 mm) ein Mißverhältnis, so daß das Hyphenende stumpf erschien. Dann beulte es an einer Stelle aus, trieb eine Spitze vor, leitete sich aus, „schluckte“ durch Nachwachsen die Spitze, bildete eine neue, „schluckte“ sie wieder u. s. f., bis bei ständig abnehmendem Hyphendurchmesser die letzte Spitze als Hyphenspitze erhalten blieb. Dieses ruckweise Wachsen war indessen nicht die Regel, gewöhnlich wurde die gedehnte hyaline Spitze nicht ganz geschluckt, sondern wuchs in geringem Abstande stets vor dem mit körnigem Plasma gefüllten Ende her, wobei sie gewöhnlich verlagert wurde. In einigen mitgezeichneten Fällen fand die Verlagerung in der Weise statt, daß die Spitze eine fast regelmäßige Spirale beschrieb, der Wachstumsprozeß gleichsam ein Bohren darstellte.

Die beiden aufgeführten Fälle, ruckweises und spiralisches Wachstum, wurden auch in Kulturen dickhyphiger *Achlyapflänzchen* verfolgt.

Bei Wuchsstörungen und retardiertem Wachstum wurde die konische Grundform der Hyphe zeitweilig verdeckt, sie trat aber nach Belebung des Wachstums, je nach Hyphendurchmesser, mehr oder weniger deutlich wie-

der in Erscheinung. Gleiches ist auch von den Seitenzweigen zu sagen; die dickeren waren konisch. War eine gewisse Grenze erreicht, blieben sie an genähert parallelwandig.

Bei abklingendem Streckenwachstum trat die Sporangienbildung ein. Die hyaline Spitze weitete sich, das Ende wurde stumpf und zum größten Teil mit körnigem Plasma angefüllt. Gewöhnlich blieb die hyaline Flüssigkeit der Spitze noch eine Zeitlang sichtbar; sie änderte mehrfach ihren Platz und wurde erst bei der später eintretenden Spaltung und Klüftung des Plasmas in das Verzweigungssystem der Zentralvakuole aufgenommen.

Das Plasma des Hyphenendes, zunächst gleichmäßig dicht gelagert, zeigte dann eine fortschreitende grobe Klüftung, die ungleiche Plasmateile trennte; sie war nur vorübergehend sichtbar und währte nicht lange. Alle Plasmaballen verschmolzen wieder miteinander. Der Plasmaleib kontrahierte sich, und am Fußende entstand ein auffällig breiter, von körnigem Plasma gänzlich freier Raum, der von einer Flüssigkeit angefüllt war, die die gleichen lichtbrechenden Eigenschaften hatte wie der Inhalt der Spitze bei der wachsenden Hyphe. Die Grenzflächen der Plasmaleiber, des Sporangiums und der Hyphe änderten fortlaufend ihre Form; fortwährend fanden Umlagerungen statt. Der Zwischenraum mit dem glänzend-hyalinen Inhalt zeigte darum auch Variationen in seiner Breite. Nähern sich die Plasmaleiber des Sporangiums und der Hyphe endgültig, ist die Zwischenwand, die vorher, als dünne Doppellinie an der Hyphenwand entspringend, sichtbar war, gebildet. — Der ganze Prozeß dauerte in den meisten Fällen von etwa 25 bis 70 Minuten.

Für *Vaucheria* ist die Bildung der Zwischenwand ganz ähnlich beschrieben und gezeichnet worden.

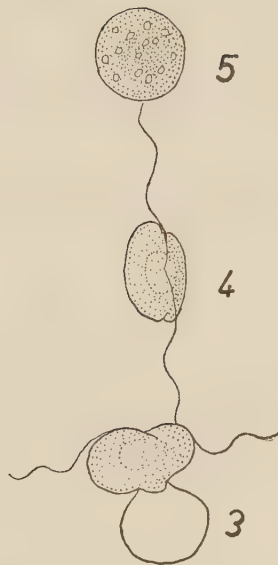
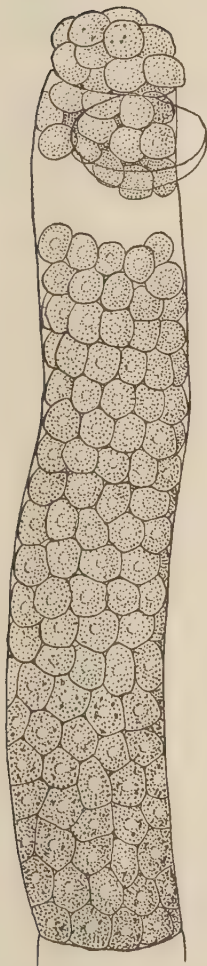
Plasmaarme Sporangien, in denen die Aufteilung des Plasmas und die Individualisierung der Sporen zu verfolgen gewesen wären, traten in der Beobachtungszeit nicht auf. Die Beobachtungen an den vorhandenen ließen die folgenden Phasen erkennen: Spaltung und Klüftung des Plasmaleibes in gleich große Ballen von etwa Sporengröße, die dabei auftretenden, langsam bis an die Sporangienwand vordringenden Spalten waren mit hyalinem Vakuoleninhalt gefüllt. Als die letzten Verbindungen zwischen den Plasmaballen an der peripheren Sporangiumwand durchschnitten waren, rundeten sie sich ab, und jeder erhielt eine Vakuole, deren Deutlichkeit im Wechsel ab- und zunahm.

Soweit deckt sich der Sporenbildungsprozeß hier mit der Beschreibung ROTHERTS für *Saprolegnia* und *Achlya*. — Es müßten nun die Vorbereitungen zum Sporenaustritt sichtbar geworden sein. Nicht selten trat dieser

Tafel 7: *Calyptralegnia achlyoides* COKER et COUCH:

Fig. 1: ein geöffnetes Sporangium. 2: polyedrische, enzystierte Sporen, eine verläßt die Zyste. 3: ausschlüpfende Zoospore. 4: schwärmende Zoospore. 5: zweite Enzystierung, die kugelige Form hat. Fig. 1 ca. 375 \times , 2 bis 5 ca. 1000 \times .

Tafel 7



er erst nach mehreren Stunden ein. Inzwischen wurde der Prozeß der Plasmaaufteilung rückgängig gemacht. Die Sporen wurden augenscheinlich wieder eingeschmolzen, und erst nach einiger Zeit traten ihre Grenzen, wohl meistens an den gleichen Stellen liegend, wieder zum Vorschein. Dann trat zum zweiten Male Vakuolisierung ein, und daran schlossen sich die Vorbereitungen zum Sporenaustritt an. In Einzelfällen wurde sogar ein zweites Einschmelzen und daran anschließend die dritte Vakuolisierung beobachtet.

Die Ursache der Prozeßwiederholung dürfte durch den Plasmareichtum der Sporangien bedingt sein und gleichmäßigere Verteilung des Plasmas bezwecken. — Dieser gestörte Ablauf erklärt jedoch die sehr unterschiedliche Zeitdauer der Gesamtphase.

Je länger das Sporangium war und je mehr der Sporenbildungsprozeß fortschritt, um so mehr trat in Erscheinung, daß der Kopf dem basalen Teile einiges in der Entwicklung voraus war. In einem besonderen Falle waren die Sporen des Kopfes zum Austritt fertig, da begann im unteren Teile erst die Vakuolisierung.

„Fertig zum Austritt“ bedeutet hier die Ausbildung einer Sporenmembran und Quellung durch Wasseraufnahme. Die Membran ist bei den austretenden oder gerade ausgetretenen Sporen schon vorhanden. Sie war dann nicht kugelig, sondern zeigte abgerundete Kanten und Ecken. Es ist augenscheinlich, daß der Membranbildung unmittelbar die Quellung der Einzelsporen folgt. Die hierdurch verursachte Raumenge führt zur polyedrigen Sporenform. Diese konnte, wenn der Austritt schnell erfolgte, zu einem Teile noch rückgängig gemacht werden; spitze Ecken und scharfe Kanten wurden abgeflacht.

Vor der Quellung waren die Sporen dunkel und granuliert. Durch die Quellung wurden sie hell und homogen. Die Volumenzunahme brachte die Sporangienmembran zum Zerreißen. Derselbe Effekt wurde auch auf folgende Weise erzielt: Die gequollenen Sporen des oberen Sporangienteiles kontrahierten sich gleichzeitig, traten etwas von der Sporangiumwand ab — wahrscheinlich verursacht durch den Druck des ausgestoßenen Wassers — und bildeten eine zentrale Sporensäule, die dann die Öffnung erzwang.

Der Vollständigkeit halber muß noch erwähnt werden, daß der Quellungs- oder der Kontraktionszustand nicht immer gleich die Sprengung der Sporangiumsmembran herbeiführte; in diesen Fällen wiederholte sich der Prozeß. Dabei zeigte sich, daß sich bei der Wiederholung ein größerer Teil der Sporen beteiligte, und zwar in dem Maße, wie sie bei der sukzessiven Durchführung der Sporenbildung fertig waren oder sich in einem Stadium befanden, welches die Effektleistung erhöhte.

Die glattkantig abgesprengten Stücke der Sporangiengehäuse waren verschieden groß. Sie waren Deckeln vergleichbar, mützenartig oder noch größer, bis etwa zu einem Drittel der Sporangiumlänge.

Die Sporen traten in Gruppen auf, meistens in zwei bis fünf Hauptgruppen. Abgebrochene oder abgerissene Teilgruppen oder Einzelsporen

wurden auch von der folgenden Gruppe hinausgeschoben. Kleine Verbände oder Einzelsporen blieben häufig als Rest zurück.

Die Sporengruppen außerhalb des Sporangiums zerbröckelten in Einzelsporen. Diese keimten oder verließen die Membran als schwärmende Zoosporen, die die zwei Zilien seitlich inseriert hatten und nahe der Insertionsstelle eine Vakuole zeigten.

Während der achteinhalb Monate Kulturdauer, in der neun Generationen jeweils in mehreren Einzelkulturen gezogen wurden, sind nur einzelne Oogone gefunden worden. Sie enthielten zwei bzw. drei Oosporen, deren Durchmesser zwischen 40 und 49 μ maßen. — Antheridien traten nicht auf.

Gemmen sind in den Kulturen nicht oder nur sehr selten gesehen worden. Sie waren durch zwei Querwände abgeschnittene interkalare Hyphenstücke, ohne Verdickung oder andere Formung.

Berichtete Funde:

COKER and COUCH, 1922 in wässrigem Habitat, Okt., Nov. 1927, in einer Bodenprobe.

HARVEY, 1927, Bodenprobe, trockener Sand; einmal in wässrigem Habitat.

FORBES, 1932/33, zehnmal in wässrigem Habitat, Sept./März.

b) Genus: *Thraustotheca* HUMPHREY.

Humphrey, Trans. Am. Phil. Soc. 17: 131, 1892.

Die Gattung enthält heute zwei Arten, *Thr. clavata* und *Thr. primoachlya*. Die 1923 neu beschriebene Art *Thr. achlyoides* ist 1927 abgetrennt worden als Typus der neuerrichteten Gattung *Calyptralegnia* COKER et COUCH. Die 1926 beschriebene *Thr. unisperma* und ihre Varietät *litoralis* sind 1927 der jungen Gattung *Brevilegnia* COKER et COUCH zugewiesen worden. 1937 ist von RICHTER eine *Thr. spec.* behandelt worden, die aber, wie der Autor schon selbst an gibt, in *Brevilegnia* eingereiht werden muß.

Diese Gattung ist unter den hier behandelten Gattungen durch die Vielzahl der Oosporen in einem Oogon als relativ primitiv gekennzeichnet. Die Oosporen haben exzentrische Struktur.

Das Wechselverhältnis zwischen Sporulationstypus und Habitat ist hier durch verbreitungsökologische Studien gut demonstriert. Die für drei Jahrzehnte einzige Art, *Thr. clavata*, mußte 1925, als gewöhnlich nur dem Wasser Substrate entnommen wurden, als sehr selten angesprochen werden. Erst als Bodenproben, und zwar besonders dem Uferstreifen entnommen, zweckentsprechend behandelt wurden, hat man sie oft gefunden. Die gleiche Erfahrung machte man mit der zweiten Art, *Thr. primoachlya*. Diese zweite Art demonstriert auch noch in anderer Hinsicht die Entfaltungstendenz der Formen dieser Familie vom Wasser aufs Land. Ein Teil der Sporangien, und zwar die ersten, sporulieren wie bei *Achlya* und die letzten, der größere Teil, wie bei *Thraustotheca clavata*. Die Art steht als Grenzfall zwischen *Achlya* und *Thraustotheca*. Die Beurteilung erfolgt nach der letzten, zahlenmäßig dominierenden Sporangienart, die auch an

n Keimschläuchen der Zygoten auftritt, wie die Bilder bei COKER und BUCH (1924) zeigen.

Die Typusart ist vor kurzem (1937) zweimal zytologisch bearbeitet worden. SCHRADER gelang der Nachweis der Reduktionsteilung. Sie findet statt in der Zygotenkeimung. Damit ist das von CLAUSSEN 1908 erschlossene und aufgezeichnete Entwicklungsschema nunmehr für diese Pilze bestätigt worden. SHANOR bestätigte den Sexualakt. Auf einen Unterschied möge hingewiesen werden. Bei der Kernteilung erwähnt SCHRADER kein Zentrosom und sagt, daß auch im ruhenden Kern niemals ein Zentralkörperchen zu sehen war. Das ist der gleiche Befund, den MÄCKEL und HÖHNK von *Saprolegnia*-arten berichten. SHANOR behält die beiden Termini bei; er interpretiert das Zentrosom „as a nucleolus“ und sagt weiterhin: „The origin of the two centrosomes found here from the one in earlier stages has not been determined.“

Thraustotheca clavata (DE BARY) HUMPHREY.

Trans. Am. Phil. Soc. 17: 131; 1892.

Myrn. *Dictyuchus clavatus* DE BARY. Bot. Zeit. 46, 649; Taf. 9, Fig. 3; 1888.

Die Mycelien dieser Art wurden, die beiden 1935 angegebenen Fundstellen nicht einbezogen, aus Bodenproben gewonnen, die elf Standorten entstammten. Die letzteren lagen am Ufer des Schöhsees, des Kleinen Klei, des Sager Meeres bei Oldenburg und an Gräben der Umgegend Lemmens. Alle Mycelien wiesen eine auffallende Gleichartigkeit auf, nur die Zahl und Form der Gemmen unterlagen Schwankungen, obwohl ihr Vorkommen, verglichen mit manchen *Saprolegnia*- und *Achlya*-arten, als spärlich bezeichnet werden muß.

An Ameisenpuppen erreichte der Radius der Kultur eine Länge von 7 bis 10 mm.

Die einzelnen Hyphen maßen an der Basis bis zu 170 μ Breite. Sie verengten sich spitzwärts und endigten mit runder Kappe. Später wurden sie auch zu langen, verästelten Spitzen ausgezogen. Die Breitenmaße an der Mitte schwankten, doch lagen sie gewöhnlich wesentlich höher als 100 μ .

Die Zoosporangien waren breiter als die Hyphen an der Ansatzstelle, die jüngeren, typischen, waren keulig. Von diesen bis in die kleinen kugeligen Endstadien waren alle Übergangsformen vorhanden. Die späteren Sporangien entstanden stets am Ende der übergipfelnden Seitenäste. Die ersten Übergipfelungsstrecken waren relativ lang, dann wurden sie sukzessive kürzer, und schließlich resultierten am Ende der Hyphe dichte Sporangienbüschel.

Die Sporangienwand barst, zerbrach und blätterte ab, ein becherartiger Rest blieb gewöhnlich am Grunde haften. Die so freigewordenen Sporen waren enzystiert. Die zuerst herausfallenden Sporen verließen häufig die Membran und schwärmten, in einzelnen Fällen über eine Stunde. Danach, wenn kein Substrat gefunden war, kamen sie zur Ruhe und bildeten eine

neue Membran. Einige Male konnten solche Zoosporen, deren erste Schwärmzeit kurz gewesen war, durch Ansäuerung des Wassers zum zweiten Schwärmen veranlaßt werden. Stets hatten sie die beiden Zilien seitlich inseriert; die Zoosporen erwiesen sich damit als monomorph. Ein großer Teil der Sporen, bei den letzten Sporangien fast alle, blieben, besonders in nicht beeinflussten Kulturen, aplanetisch. Die Zystendurchmesser betrugen 9 bis 11,5 μ .

Die Oogone waren kugelig, hatten viele deutliche Tüpfel und maßen im Durchmesser etwa 30 bis 63 μ und saßen endständig an 9 bis 18 μ dicken Seitenästen, deren Länge das Ein- und Mehrfache des Oogondurchmessers betrug.

Die 19 bis 23 μ im Durchmesser messenden Oosporen waren regelmäßig in Vielzahl vorhanden, bis zu etwa 9, oft 4 bis 5, selten 2 oder gar 1. Sie hatten exzentrische Struktur; eine große Ölkugel lag in dem becherartigen Plasmaleib.

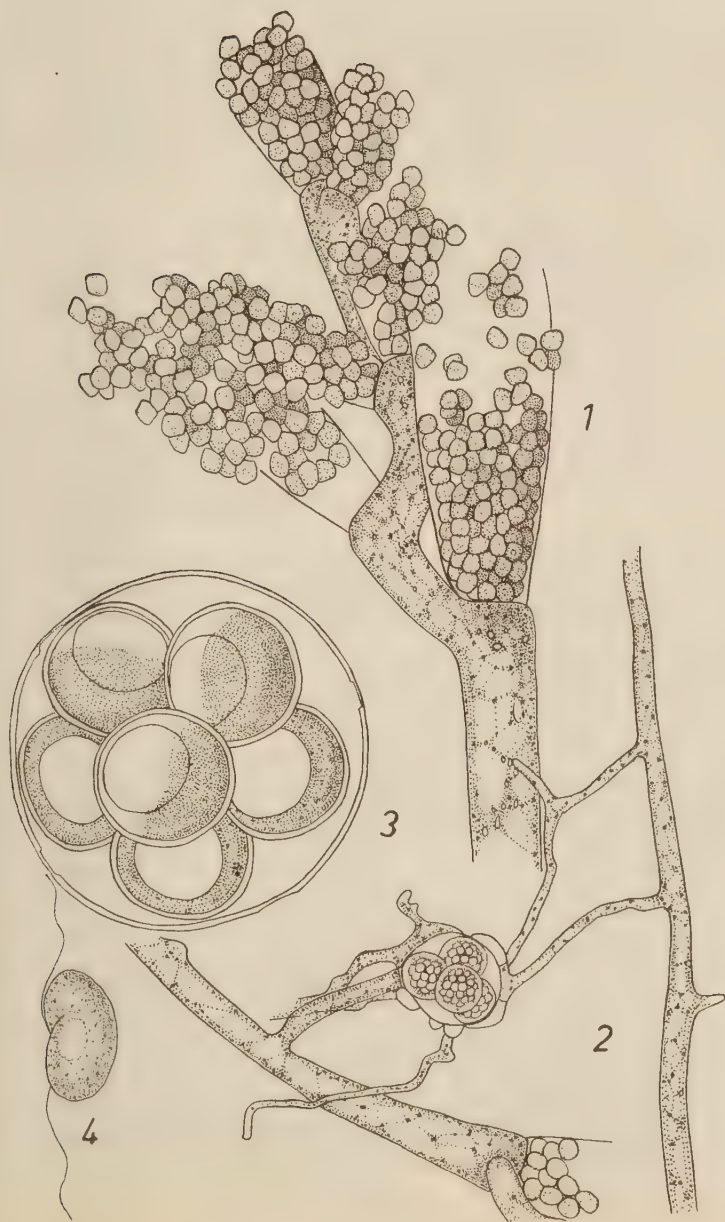
Die Antheridien waren sowohl androgynen als auch diklinen Ursprungs. Das Zahlenverhältnis zwischen den androgynen und diklinen Antheridien änderte sich im Laufe der Folgegenerationen. Bei der frisch isolierten Form vom Ufer des Kleinen Uklei dominierten die androgynen so sehr, daß ein diklines erst gesucht werden mußte. Ein früher vom Ufer des Schönssees gewonnenes Mycel zeigte zur selben Zeit im Gegensatz dazu wenige androgynen. Nach etwa drei Wochen, nachdem die zweite Folgegeneration der Ukleiform reichlich Sexualorgane gebildet hatte und noch bildete, war das anfängliche Verhältnis schon so geändert, daß zwischen den beiden Formen der verschiedenen Standorte in dieser Hinsicht kein wesentlicher Unterschied mehr festgestellt werden konnte. Beide Pilze wurden über fünf Monate lang gezüchtet und verglichen; eine Rassencharakterisierung war unter den nicht fixierten Kulturbedingungen auf Grund des Antheridienursprungs nicht möglich. — Oft traten mehrere Antheridien an ein Oogon heran, umhüllten es und verdeckten es zum Teil, selten war nur eins vorhanden.

Das Ukleimycel dürfte wohl die Gegensätze erklären helfen, die in der Literatur in bezug auf Antheridien bestehen. Während DE BARY beide Arten, androgynen und diklinen, angibt, äußert COKER, daß in keinem Falle ein Antheridium gefunden wurde, das von der oogontragenden Hyphe abzweigte. Ich vermute, daß, weil sich die Verhältniszahl der beiden Arten ändern kann, es bei fixierten Umweltbedingungen im Wasser vom jeweiligen Standort möglich ist, Formen von ökologisch verschiedenen Standorten durch gleichsinnig gebildete Quotienten zu unterscheiden.

Tafel 8: *Thraustotheca clavata* (DE BARY) HUMPHREY.

Fig. 1: ein Büschel von sechs Sporangien. 2: ein Oogon mit diklinen Antheridien. 3: ein Oogon mit fertig gebildeten, exzentrisch gebauten Oosporen. 4.: eine der monomorphen, schwärmenden Zoosporen. Fig. 1 und 2 ca. 233 \times , 3 ca. 860 \times , 4 ca. 1000 \times .

Tafel 8



Die Mycelien dieser Gattung wachsen unter den gewöhnlichen Kulturbedingungen langsamer als aquatische Formen und benötigen eine längere — bis etwa die doppelte — Zeit, um den Lebenslauf zu beenden. Darum sind die drei Entwicklungsströme, die zeitlich einander folgen und im morphologischen Bild der Kultur sichtbar werden, deutlicher akzentuiert als es bei den schnellwüchsigen, aquatischen *Saprolegnia*-arten z. B. der Fall ist.

In der ersten Periode des relativ schnellen vegetativen Wachstums ist die Verzweigung gering, sie wird bedeutender während der zweiten, der Sporangienbildung, und erreicht ihren Höhepunkt während der dritten Phase durch die Bildung der gametangientragenden Nebenästchen.

Das Verebben der zweiten Welle, der vegetativen Propagation, tritt neben der abnehmenden Zahl der in einer Zeiteinheit gebildeten Sporangien auch durch die unvollständige oder disharmonische Aufteilung des Plasmas in ein Sporangium in Erscheinung, die sogar bis zum Unterbleiben der Aufteilung in Sporen führt, obwohl die Sporangienentwicklung durch die Bildung der basalen Zwischenwand eingeleitet ist. Im ersteren Falle resultieren die großen Sporangiosporen oder Plasmaballen, im letzteren gemengte Bildungen.

Die kleinen, normalen Sporangiosporen messen 9 bis 12 μ im Durchmesser, die größeren haben das mehr- bis vielfache Volumen; die letzteren sind aplanetisch (nach COOPER 1929, sind sie mehrkernig), schwärmende Formen zu den kleinen.

Der Sporenaustritt erfolgt bei den ersten Sporangien bei zwei Arten (*Br. bispora* und *Br. parvispora*) nach dem *Achlyatypus*, sonst regelmäßig *thraustotheca*-ähnlich.

Alle Oogone enthalten ein Ei, das im reifen Zustande eine exzentrisch abgelagerte Olkugel aufweist. — Die Antheridien sind meistens androgynen Ursprungs, nur bei einer Art (*Br. diklina*) treten vorzüglich dikline auf. — Antherogenetische Eier werden in allen Mycelien in unterschiedlicher Anzahl gebildet.

Schlüssel zu den gefundenen Arten.

Die primären Sporangien entleeren sich nach dem *Achlyatypus*, die späteren und damit die Mehrzahl *thraustotheca*-ähnlich.

2. Oo- bzw. Parthenosporendurchmesser 14 bis 21 μ , im Durchschnitt ± 19 1. *Br. bispora*
2. Oo- bzw. Parthenosporendurchmesser 12 bis 15,5 μ , im Durchschnitt $\pm 13,5$ 2. *Br. parvispora* n. sp.

1. Alle Sporangien entleeren sich *thraustotheca*-ähnlich.
3. In der Regel enthalten die Sporangien mehrere Reihen von Sporen nebeneinander.
4. Antheridien immer oder überwiegend androgyn.
5. Sporangien kurzkeulig und spindelförmig 3. *Br. subclavata*
5. Sporangien lang, meistens zylindrisch oder mit leichten Verdickungen.
6. Antheridien an 20 bis 40% der Oogone 4. *Br. unisperma*
6. Antheridien an 3 bis 5% der Oogone 5. *Br. unisperma* var. *litoralis*
4. Antheridien diklin oder zu etwa gleichen Teilen diklin und androgyn 6. *Br. diclina*
3. Die Sporangien enthalten eine Reihe von Sporen und gelegentlich in unregelmäßigen Verdickungen mehrere 7. *Br. minutandra* n. sp.

1. *Brevilegnia bispora* Couch, 1927.

Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 42: 228—229; Taf. 37, 38.

Dieser Pilz wurde aus einigen Bodenproben gewonnen, die dem Westufer des Wollingster Sees (bei Bremerhaven) im Juli entnommen waren.

An Hanfsamen bildete dieser Pilz ein Mycel von fast 3 cm Durchmesser. Die längeren Hyphen maßen ± 12 mm, ihre Basisbreite bis zu 60 μ , meistens 30 bis 50 μ .

Am Ende des zweiten Tages begann die Bildung der Sporangien, die etwa eine Woche anhielt. Sie waren länglich, ca. fünf- bis elfmal so lang wie breit, oben stumpf und zeigten häufig, wenn sie von der Hyphe durch eine Zwischenwand getrennt waren, in der Mitte oder im oberen Teile eine leichte Schwellung.

Bei den ersten Sporangien lief der Sporulationsprozeß in etwa der gleichen Zeit ab, wie bei einer aquatischen *Achlya*. Auch der Austritt der Sporen war bei dieser zeitlich ersten Gruppe der Sporangien *achlya*-ähnlich. Die Öffnung, oft als Ausbeulung der Membran kurz vorm Austritt bezeichnet, befand sich gewöhnlich an der Spitze, selten an den Seitenwänden. Die einzelnen Sporen waren kugelig und hatten, enzystiert, einen Durchmesser von 10 bis 11 μ . Viele der Zoosporen verließen die Zyste nach kurzer Zeit und schwärmten. Die Schwärmer hatten die zwei Zilien seitlich inseriert.

Vom Ende des dritten Tages ab wurden regelmäßig Sporangien beobachtet, die, in Form und Größe den ersten Sporangien ähnelnd, den *thraustotheca*-ähnlichen Sporenaustritt zeigten. Die Zahl dieser Sporangien

ar, weil sie vom vierten Tage ab schon dominierten und dann bis zum
agnieren des Mycels fast ausschließlich gebildet wurden, bedeutend grö-
r als die der *achlya*ähnlichen. Die Sporen der zweiten Sporangien-
gruppen wuchsen, zerrissen dabei die Sporangienwand und fielen einzeln oder in
kleinen Verbänden heraus; etliche blieben auch am Fuße des Sporangiums
hängen. Diese Sporen waren umhüllt, hatten oft eine relativ große zentrale
Ölkugel und wurden nicht schwärmend gefunden. Ihr Durchmesser oder
die längere Achse betrug bis zu 22 μ ; ihr Umriß war fast rund oder zeigte
abgerundete Ecken und Abflachungen.

Zur Zeit, als die *traustotheca*ähnlichen Sporangien schon dominierten,
entstehen aus den dicken Haupt- und Nebenhypphen 4 bis 8 μ dünne Seiten-
fäden, die, unregelmäßig gewachsen und oft verzweigt, an den Enden
die Oogone tragen. Die Oogone, fast kugelig und glatt, 18 bis 29 μ , im
Durchmesser, enthielten stets ein Ei, dessen Durchmesser 14 bis 21 μ , im
Querschnitt 19 μ maß.

Etwa drei Fünftel der durchgemusterten Oogone zeigten ein oder einige
androgyn Antheridien auf, die meistens den oogontragenden Ästchen ent-
sprangen. Gemmen traten hier häufiger als bei den anderen gefundenen
Formen der Gattung auf. Ihre Form war mannigfaltig, zylindrisch, keulig
oder auch angenähert kugelig. Sie saßen einzeln oder häufig in zwei- bis
weniggliedrigen Ketten.

richteter Fund:

BUCH (1926): Einmal in Bodenprobe, Laubwald, Long Island, Mai.

Brevilegnia parvispora nov. spec.

An Hanfsamen ist der Wuchs dicht und sein Radius beträgt ± 7 mm; an Ameisen-
puppen ist er locker und einzelne Hypphen werden bis 9 mm lang. Die Breite der
Strophophyphen an der Basis beträgt bis 57 μ ; sie verzweigt sich *achlya*artig.

Die zylindrischen oder auch in der Mitte oder am oberen Ende leicht verdickten
Sporangien entstehen endständig. Die zeitlich ersten werden von den späteren an-
schließend längeren und dann sukzessive kürzer werdenden Seitenzweigen über-
lagert; schließlich resultieren Sporangienbüschel.

Die primären, fast zylindrischen Sporangien entleeren sich nach dem *Achlya*-
typus. Die austretenden Sporen vereinigen sich zu einer unvollständigen Hohl-
kugel vor der Sporangienöffnung. Die Sporen der späteren Sporangien einzystieren
in den Sporangien. Sie werden frei durch den Zerfall der Sporangienwand,
*traustotheca*ähnlich.

Die Sporen der ersten Sporangien-Gruppe, einzystiert 10—12 μ im Durchmesser,
besitzen ihre Membran und schwärmen mit zwei seitlich inserierten Zilien, die der
Längsachse parallel sind und zeigen häufig eine kugelige oder im Umriß längliche
Ölkugel und haben dann Achsen von ± 15 μ bzw. 8—12 \times 15—21 μ .

Die Oogone enthalten ein kugeliges Ei mit einem Durchmesser von 12—15,5 μ ,
meistens ± 14 μ , das in reifem Zustande eine große, exzentrisch gelagerte Ölkugel
enthält. Die seltenen Antheridien sind androgynen Ursprungs.

Als Altersbildungen sind Gemmen, einzeln oder, selten, in zwei- bis wenig-
gliedrigen Ketten vorhanden.

Der Pilz ist im Boden der überfluteten Wiese am Wollingster See bei
Meerhaven im Juli gefunden worden und wurde an Hanfsamen und
Ameisenpuppen gezüchtet.

Nach drei bis vier Tagen waren die Hyphen schon bis zu 6 mm lang. Die Sporulation begann nach zwei Tagen und erreichte ihren Höhepunkt vor vierten bis sechsten Tag. Der Sporulationsprozeß der ersten Sporangie dauerte bis zu zwei Stunden. Die Sporen traten durch eine Öffnung an der Spitze des Sporangiums aus, sammelten sich in einer unvollständigen Hohlkugel oder einem Sporenballen, enzystierten sich hier und verließen innerhalb der nächsten vierundzwanzig Stunden zum größten Teil ihre Membranen, schwärmten mit zwei seitlich inserierten Zilien, enzystierten sich erneut und infizierten neue Substrate mittels Schläuchen.

An der Wende des dritten und vierten Tages zeigten die neu gebildeten Sporangien uneinheitliches Verhalten. Der größere Teil entließ nur die obere Gruppe der Sporen durch die Spitzenöffnung, der Rest verblieb im Sporangium. Die ausgetretenen fielen als unregelmäßiger Sporenballen als Ganzes oder sukzessive in Teilen auf den Schalenboden und gaben häufig wiederum Einzelsporen ab. Die nicht ausgetretenen Sporen verhielten sich wie die der nächsten Gruppe von Sporangien, die sich vom vierten Tage ab fast ausschließlich entwickelten.

Diese Sporangien, deren Plasma disharmonisch aufgeteilt war, enthielten neben Sporen Plasmabällen verschiedener Größe. Diese größeren dürften mehrkernig sein, wie es in dieser Gattung bei mehreren Arten nachgewiesen ist. Die Sporangien bildeten keine Öffnungspapille an der Spitze. Die Sporen wurden durch Zerreißen der Sporangienwand frei. Bei der durch ihre individuelle Schwellung entstandenen Raumenge erhielten sie meistens rundkantige oder -eckige Form.

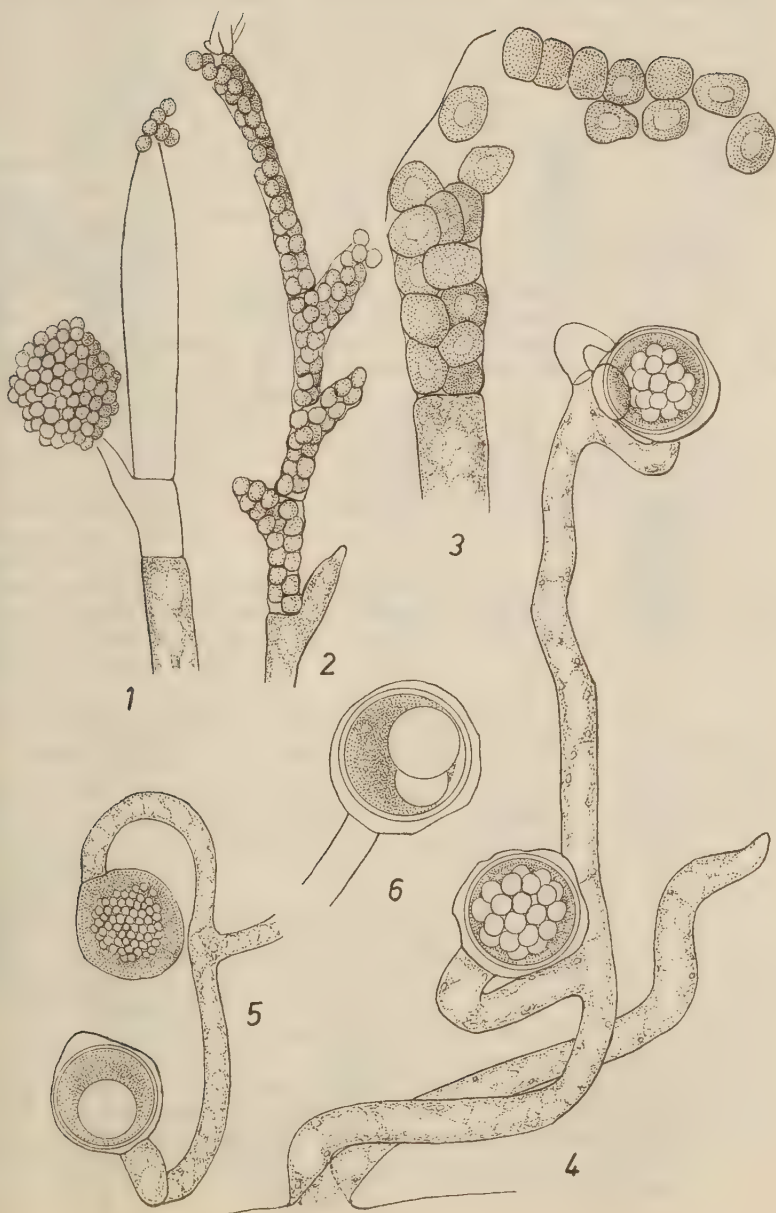
Interkalare Sporangien, unterhalb der terminalen entstanden, traten vereinzelt schon am dritten Tage auf. Ihre Zahl wuchs mit zunehmenden Alter der Kultur.

Regelmäßig am vierten Tage waren schon etliche 3 bis 6 μ dünne, der dicken Haupt- und Nebenhyphe entsprossene Seitenästchen vorhanden und entstanden während der folgenden Tage in großer Zahl. Sie verzweigten

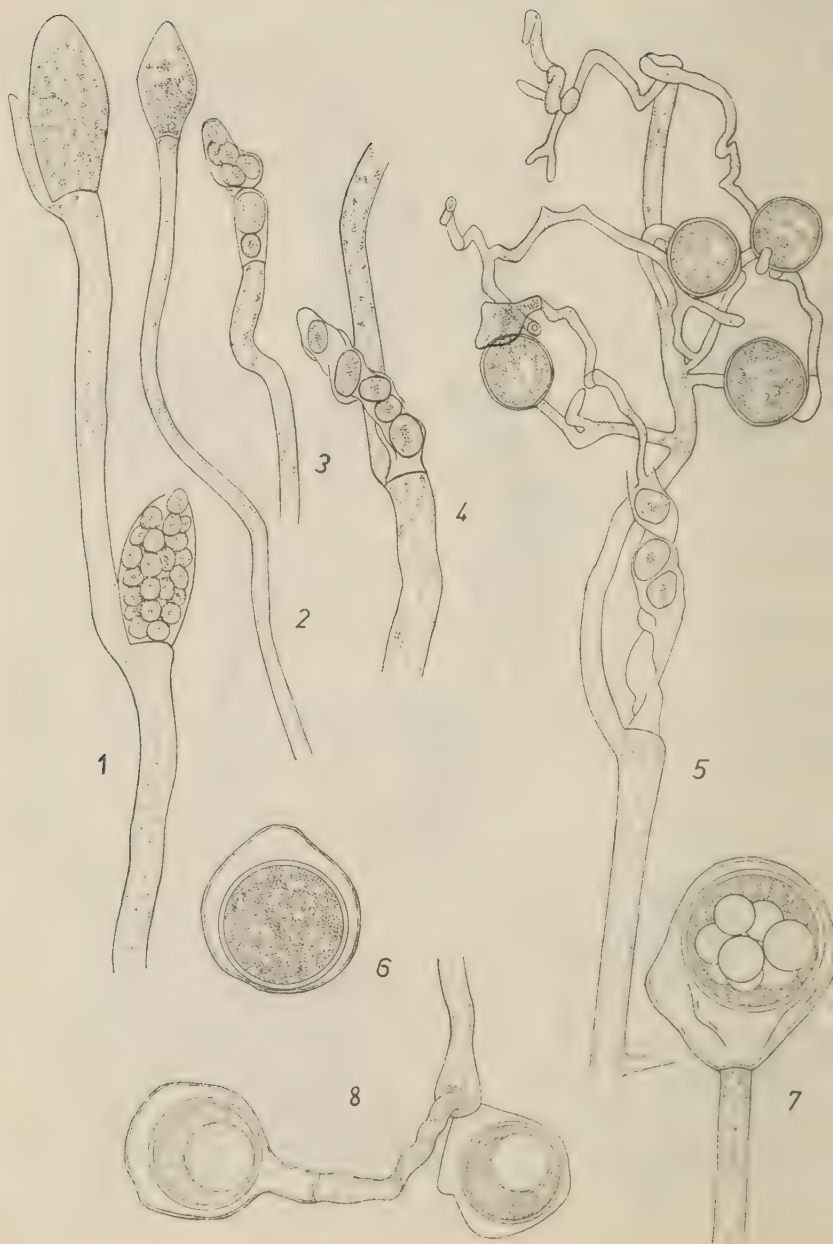
Tafel 9: *Brevilegnia parvispora* nov. spec.

Fig. 1: eins der zuerst entstehenden Achlyasporangien. 2: mehrere der später entstehenden Sporangien in einer Reihe; ihre Sporen bleiben in der Regel aplanetisch und werden frei durch Zerfall der Sporangienwände. 3: eins der letzten Sporangien, dessen größere Sporen aplanetisch bleiben und eine Vakuole zeigen. 4: einer der dünnen, oogontragenden Nebenäste mit zwei Oogonen; in ihnen die einzelnen, hier noch jungen Oosporen; das Antheridium an dem oberen Oogon stößt mit der Spitze auf. 5: ein Ästchen mit einem jungen, sich augenscheinlich parthenogenetisch entwickelnden und einem alten Oogon; das letztere enthält eine fertig gebildete Oospore, deren Öltropfen in seitlicher Ansicht exzentrisch liegt. 6: Oogon mit einer Oospore, die noch zwei exzentrisch gelagerte Öltropfen hat. Fig. 1 und 2 ca. 165 \times , 3 ca. 375 \times , 4 bis 6 ca. 1200 \times

Tafel 9



Tafel 10



n sich oft und bildeten an den Enden oder, seltener, auch interkalar gelige Schwellungen, die zu Oogonen wurden. Diese Schwellungen waren attwandig oder zeigten nur niedrige Höcker oder Kanten. Wenn sich das asma zum Ei zusammenzog, faltete sich die dünne Wandung (bis zu $1,2 \mu$ ck); im Umriß erschienen dann stumpfe Ecken.

Etwa die Hälfte der Oogone war mit Antheridien besickt, die immer drogynen Ursprungs waren und gewöhnlich nahe dem Oogonansatz entrossen. Antheridiale Befruchtungsschläuche, die bis an die Oospore ichten, sind mehrfach gesehen worden.

Das stets in Einzahl gebildete Ei war kugelig, maß 12 bis $15,5 \mu$, meistens 13μ im Durchmesser und enthielt eine sub- oder exzentrisch im Plasma lagerte Ölkugel. Nur sehr selten sind Strukturen mit einer seitlichen, Berhalb des Plasmas liegenden Ölkugel beobachtet worden.

Wenn das Mycel nach zehn bis zwölf Tagen zu stagnieren begann, unterieb in den einzelnen noch aufgetretenen Sporangienanlagen die Aufilung des Plasmas; es resultierten dann Einzelgemmen oder auch, selten, ei bis weniggliedrige Gemmenketten.

Zur Systematik. Diese *Brevilegnia*art steht der *Br. bispora* Couch he. Die primären Sporangien beider Arten entleeren sich achlyaähnlich, ährend die späteren, die Mehrzahl der Sporangien, den *Thraustotheca*-pus zeigen, der in der Gattung *Brevilegnia* sonst allgemein vornden ist.

Das wesentliche Unterscheidungsmerkmal ist in den Oosporenmaßen geben. Die Maße für *Brevilegnia bispora* sind 14 bis 21, im Durchschnitt 19μ , und die für *Br. parvispora* sind 12 bis $15,5$, meistens $\pm 14 \mu$. Darauf mmt der Name Bezug.

Brevilegnia subclavata Couch, 1927.

Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 42: 229—233. pls. 39—41, 42 figs. 1—7.

Dieser Pilz wurde aus Bodenproben gewonnen, die im Juli dem Nordost-er des Schöhsees etwa 30 cm über dem Wasserspiegel und im Mai der uchten Wiese des Bürgerparks in Bremen entnommen waren.

afel 10: *Brevilegnia subclavata* Couch.

Fig. 1: eine Hyphe mit zwei Sporangien; das untere ist geöffnet, und das obere zeigt den Beginn der Plasmaballung. 2: ein junges Sporangium. 3 und 4: Sporangien mit heteromorphen Sporen; die größeren Sporen zeigen oft Vakuolen; die Membran ist sehr dünn wie auch in Fig. 5. 6: eine Oospore während der Ölsekretion. 7: eine Oospore mit vielen kleinen Öltropfen, die sich bald zu einem großen Tropfen vereinigen. 8: zwei reife Oosporen mit exzentrisch gelagerter Ölkugel. Fig. 1 bis 4 ca. $233\times$, 5 ca. $375\times$, 6 bis 8 ca. $1000\times$.

An Ameisenpuppen betrug die Hyphenlänge ± 5 mm (bis 7 mm), an Hanfsamen war sie gewöhnlich etwas mehr. Die unterschiedliche Basalbreite maß in Ausnahmefällen bis zu 60 μ . — Die Einzelhyphen hatten habituell die konische Achlyaform, doch war das wachsende Ende nicht spitz ausgezogen, sondern blieb abgerundet.

Während der ersten zwei Tage nach der Infektion blieb der Wuchs spärlich und klein. Erst am dritten Tage war ein lockerer Hyphenkranz mit 1,5 mm Radius vorhanden. Am nächsten Tage betrug die Hyphenlänge 3 mm und am fünften oder sechsten Tage ± 5 mm. Späteres Wachstum betraf nur kleine Sektoren des Rasens oder Einzelpflänzchen.

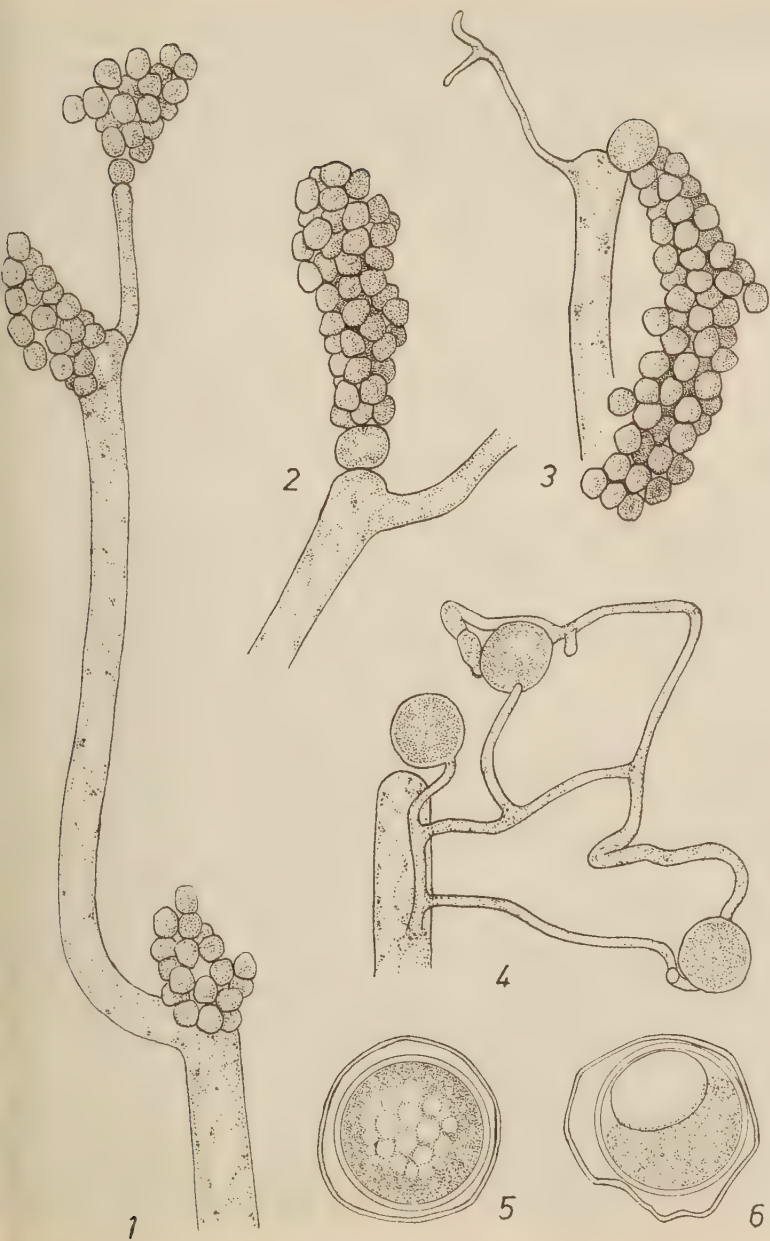
Die Sporangienbildung begann schon am zweiten Tage. Bei der Hyphenlänge von 3 mm war wohl allgemein das erste Sporangium geborsten und übergipfelt. Das Optimum der Sporulation fiel auf den fünften oder sechsten Tag.

Die Sporangien blieben relativ kurz, die meisten waren weniger als 120 μ lang. Die Breite war meistens $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ der Länge. Die Hyphenenden schollen nahe der Spitze leicht an, eine Trennungswand bildete sich, und in den kurzen keuligen oder spindelförmigen Sporangien endeten sich die gebildeten Sporen. Sie lagen an der Sporangienwand dicht aneinander, schollen, erhielten dabei die unregelmäßige, polyedrische Form und den rundeckigen Umriß und bildeten oft eine zentrale Vakuole. Die Sporangiumwand barst an irgendeiner Stelle, schrumpfte zusammen, faltete sich und blätterte im Laufe einiger Tage ab, den basalen Teil der Spore zurücklassend. Die der Öffnung nahe Spore wurde hinausgedrängt, andere folgten; der Rest fiel heraus bei dem Abblättern der Membran oder blieb auch zum Teil lange Zeit, gefangen in den Resten der Sporangienwand, an Ort. Die Achsen der kleineren Sporen maßen 10 bis 12 μ , die der größeren etwa 10 bis 15 \times 18 und mehr μ . Schwärmende Zoosporen sind nicht beobachtet worden. Mit zunehmendem Alter traten interkalare Sporangien auf.

Am vierten Tage wurden an einigen wenigen Kümmerhyphen, die keine oder nur ein bis zwei Sporangien gebildet hatten, die feinen, 4 bis 8 μ dünnen, verzweigten Seitenästchen gesehen, an denen sich die Oogone bilden begannen. Am sechsten Tage, als der vegetative Wuchs eingestieg wurde und die Sporangienbildung kulminierte, zeigten etwa ein Viertel der Haupt- und gleichstarken Nebenhyphen diese Seitenästchen, einschließlich der \pm kugeligen Schwellungen tragend. Die Regel war die folgende Erscheinung: Hatte an einer Hyphe die Seitenastbildung begonnen, bildeten sich in auf- oder weniger in absteigender Richtung andere Ästchen oder

Tafel 11: *Brevilegnia unisperma* COKER et BRAXTON.

Fig. 1: Habitus. 2 und 3: Sporangien mit heteromorphen Sporen. Sporangienwände nicht mehr sichtbar. 4: gametangientragende Ästchen, dabei ein Antheridium. 5: Oospore während der Oosekretion. 6: Oogon mit reifer Oospore, die eine exzentrisch gelagerte Ölkugel hat. Fig. 1 bis 4 ca. 375 \times , 5 und 6 ca. 1000 \times .



stchenbüschel, damit ging die schrittweise Einstellung der Sporangienbildung parallel. Am zehnten Tage waren bis auf einzelne alle Pflänzchen der Hyphen am gleichen Prozeß beteiligt und erschöpften sich darin oder bildeten noch einzelne Gemmen.

Die \pm kugeligen Oogone maßen 21 bis 32 μ im Durchmesser oder in der längeren Achse. Sie bildeten stets nur ein kugeliges, exzentrisch gebautes Oogonium, dessen Durchmesser zwischen 16 bis 22. im Durchschnitt bei \pm 19 μ lag. Monokline Antheridien wurden an etwa 60 Prozent der Oogone gefunden. Sie entsprangen dem Oogonstiel oder dem gleichen Ästchenbüschel oder auch der gleichen Traghyphne.

Berichteter Fund:

BUCH (1927): Einmal, Bodenprobe aus Laubwald, Long Island, April.

Brevilegnia unisperma COKER et BRAXTON, 1927.

Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 42: 112—113, 220.

syn. *Thraustotheca unisperma* COKER et BRAXTON, 1926

Journ. El. Mitch. 42: 140—141; Tafeln 11 (Fig. 1—7) und (Fig. 1—6).

Der Pilz wurde aus Bodenproben gewonnen, die im Juli, einige Zentimeter unterhalb der Wasserlinie, dem Nordostufer des Schöhsees und im April dem Ufer der Ihle, einem kleinen Wasserlauf bei Bremen, entnommen worden waren.

An Ameisenpuppen betrug die Hyphenlänge \pm 5 mm, an Hanfsamen bis etwa 8 mm. An den erstgenannten Ködern betrug die Breite an der Basis bis zu 30 μ , an den letzteren bis zu 40 μ .

Schon am Ende des zweiten Tages hatte sich an den jungen, schlanken, bis zu 2 mm langen, mit abgerundeter Spitze wachsenden Hyphen, die an Ameisenpuppen zunächst einen lockeren Bestand bildeten, das erste Sporangium gebildet; dieses war in etlichen Fällen schon geöffnet und bergipfelt. Am Ende des dritten Tages betrug die Hyphenlänge das Doppelte, \pm 4 mm, und damit war die Periode des vegetativen Wuchses im wesentlichen abgeschlossen.

Am gleichen Tage bildete eine große Zahl der Hyphen das dritte Sporangium, und der darauffolgende Tag war der Höhepunkt der Sporangienbildung; das fünfte Sporangium war dann an vielen Hyphen schon geöffnet. Die Übergipfelungsstrecken wurden wesentlich kürzer, so daß fortan Sporangienbüschel entstanden. Einige interkalare Sporangien wurden erst mit eintretender Erschöpfung des Wuchses beobachtet.

Die Form der Sporangien war zylindrisch oder leicht keulig; die obere Hälfte war gegenüber der Basis breiter. Die gemessene Maximallänge betrug 190 μ , die Breite war größer als die der tragenden Hyphne. Regelmäßig enthielten die Sporangien zwei und mehr Reihen von Sporen. Die Sporangiumwand war dünn oder ephemer und gewöhnlich nach wenigen Tagen bis auf das Basalstück und kürzere Teilstücke nicht mehr sichtbar.

Durch den Zerfall der Sporangienwand wurden die Sporen frei; sie waren kugelig oder hatten einen ovalen oder rundeckigen Umriß. Viele, besonders die der ersten Sporangien, maßen im Durchmesser 9 bis 11 (bis 12,5) μ , hatten eine Vakuole, betrugen die Achsen 11 bis 14 μ . Es traten aber besonders in späteren Sporangien auch solche mit einem Durchmesser von 19 μ auf; diese hatten dann eine relativ große Vakuole. Oft lagen solche großen Sporen an der Sporangienbasis. Die kleineren Sporen wurden häufig beim Verlassen ihrer Zyste und schwärmend gesehen, die größere nicht. Die Zoosporen waren monomorph und hatten die zwei Zilien seitlich inseriert.

Schon am Ende des dritten Tages entsprossen einigen Haupt- oder Nebenhypphen die 4 bis 6 μ dünnen, vielfach verästelten Seitenhypphen, an denen sich an den kleinen Ästchen endständig die Oogonschwellungen bildeten. Am Tage darauf waren in den Kulturen schon mehr als hundert diese werdenden Oogone zu zählen. Vom fünften Tage ab beherrschte die sexuelle Phase das Bild. — Die Durchmesser der Oogone maßen 17 bis 29 μ .

Die Hypphen, die zur Bildung der Gametangien übergegangen waren, stellten ihr Wachstum im wesentlichen ein, und auch die Sporangienbildung klang ab.

Die Gametangienbildung betraf zunächst nur einzelne Pflänzchen. Danach erschienen im Bild des Rasens klar begrenzte Sektoren gleicher Entwicklungsstufe. Auch dann, wenn sich der größte Teil des Wuchses in der Gametangienbildung erschöpfte, waren immer noch einige Sektoren vorhanden, bei denen, verspätet, die gleiche Periodizität ablief.

Waren die Oogone durch eine Zwischenwand von den Tragästchen getrennt, kontrahierte sich das Plasma stets zu einem Ei. Während von diesem Prozeß die Oogonwände meistens \pm glatt waren, falteten sie sich danach; es entstanden dann runde Höcker und unregelmäßige Umrißlinien. Die Wände verschiedener Oogone waren häufig verschiedener Dicke.

Die Eier waren kugelig, glattwandig und maßen im Durchmesser 14 bis 20, meistens 16 bis 19 μ . Im reifen Zustande zeigten sie eine exzentrische Struktur; eine große Ölkugel ruhte im konkavgehöhlten Plasmaleib.

An etwa zwanzig bis vierzig Prozent der Oogone konnten androgyn Antheridien festgestellt werden. Sie entsprangen entweder nahe der Oogonansatz, dem Tragfaden oder kamen von einem benachbarten Ästchen des gleichen Ästchenbüschels.

Gemmen, durch Zwischenwände abgetrennte Hyphenteile, in denen der Sporulationsprozeß nicht oder noch nicht eingetreten war, wurden in älteren Kulturen in wechselnder Anzahl gefunden.

Berichtete Funde:

COKER (1926): Achtmal aus Bodenproben, Wiese und Garten, North Carolina (1927) März.

Andere Funde: Etwa zehnmal in Bodenproben in North Carolina, USA.

RAPER (1928): Zweimal aus Bodenproben von Alfalfafeld, USA, Februar.

Brevilegnia unisperma var. *litoralis*, COKER et BRAXTON.
Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 42: 213, 221.

Thraustotheca unisperma var. *litoralis*, COKER et BRAXTON.

Ein Mycel, dessen Radius bis 5 mm betrug, dem vorigen in allen wesentlichen Teilen ähnlich, bezeichne ich so, damit Coker folgend, weil die Zahl der Antheridien außerordentlich gering war. Von 62 klar sichtbaren Oogonen waren zwei von je einem androgynen Antheridium besetzt.

Die Bodenprobe, die diesen Pilz barg, war am Rande eines Gartenweges bei Bremen im September genommen.

Berichteter Fund:

COKER (1926): Einmal, Wasser, South Carolina, April.

Brevilegnia diclina HARVEY.

Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 42: 243—246; pls. 44, 45. 1927.

Weitere Literatur zur Systematik und Zytologie:

1927 COUCH, J. N. Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 42: 237.

1929 COOPER, G. D. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts, and Letters 24: 309—322, pls. 3—5.

1934 FORBES, E. J. Trans. Brit. Myc. Soc. 19: 233; pl. 9, figs. 5, a—e.

Drei verschiedene Mycelien wurden aus Bodenproben isoliert, die der Diagnose dieser Art entsprachen. Ihre unter gleichen Kulturbedingungen konstant bleibenden Unterschiede sind der allgemeinen Diagnose nachgestellt.

Alle Mycelien wachsen an Ameisenpuppen gut. — Die Breite an der Hyphenbasis beträgt etwa 20—28 (selten bis zu 40) μ , in der Mitte meistens 11—19 μ .

Die Länge der Sporangien bleibt gewöhnlich unter 100 μ , einzelne nur sind länger, bis zu 137 μ . Ihre Form ist vielgestaltig; sie ist fast zylindrisch, in der Mitte aber in der oberen Hälfte geschwollen, elliptisch oder oval im Umriß. Die Breite beträgt bei den langen etwa $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{3}$, bei den kürzeren auch $\frac{1}{2}$ der Sporangienlänge. — Die Sporen einzystieren sich im Sporangium und werden durch Zerfall der ephemeren Sporangienmembran frei. Manche Sporen der ersten Sporangien schwärmen. Diese haben ihre zwei Zilien seitlich inseriert, sind *thraustotheca*-ähnlich und haben im Ruhestand einen Durchmesser von 10—12 μ . Die aplanetisch bleibenden Sporen messen 13—15 μ und haben gewöhnlich zwei wenig verschiedene Achsen. Neben diesen treten in geringer Anzahl auch schon in den frühen Sporangien, in den späteren ausschließlich, Plasmaballen auf, die bis zum 2- bis 3fachen in den Achsen messen, z. B. $18 \times 39,2 \mu$. Sie zeigen auch wohl ein oder zwei kleine Vakuolen, die sowohl zentrisch als auch subzentrisch gelagert sind.

An 5—8 μ dünnen, gewellten oder geeckten Seitenästchen entstehen einzeln die Oogone, deren Durchmesser oder Achsen gewöhnlich zwischen 19 und 29 μ liegen. Sie sind anfänglich rund und später, mit fertiger Oospore, auch unregelmäßig im Umriß. Sie enthalten stets ein Ei, dessen Durchmesser 16—21 μ , oft $\pm 19 \mu$ beträgt und das Oogon fast oder auch nicht ausfüllt. Die zunächst zahlreichen kleinen Öltröpfchen verschmelzen später zu einer großen Kugel, die dann exzentrisch gelagert.

Antheridientragende Ästchen entspringen an Nebenzweigen der gleichen Haupttyphe oder sind meistens diklinen Ursprungs, d. h. kommen von fremden Hyphen, die aber auch Oogone bilden.

Die Unterschiede der gefundenen drei Rassen:

Rasse α : Das Mycel wächst an Ameisenpuppen üppiger als an Hanfsamen. Es ist ausgezeichnet durch starke sexuelle Neigung, etwa zwei Drittel oder mehr der Oogone haben Antheridien, von denen die Mehrzahl diklinen Ursprungs ist.

Isoliert aus einer Bodenprobe vom Nordostufer des Schöhsee, schwarze Erde, 2,5 m von der Wasserlinie und etwa 15 cm über dem Wasserspiegel.

Rasse β : Die Mycelbildung an Ameisenpuppen ist gut oder üppig. Die sexuelle Neigung ist gering, etwa ein Siebentel der Oogone hat Antheridien, dikline und androgyne zu fast gleichen Teilen. Wachstumsschnelligkeit und Radius des Rasens ähnlich der vorigen Rasse α .

Isoliert aus einer Bodenprobe vom Südwestufer des Schöhsee, sandiger Boden, 30 cm über dem Wasserspiegel.

Rasse γ : Mycelbildung an Ameisenpuppen und Hanf gut oder üppig. Geringe sexuelle Neigung, wie bei der Rasse β . Etwa ein Siebentel der Oogone hat Antheridien, dikline und androgyne zu gleichen Teilen. Unter gleichen Umweltbedingungen zeigt die Rasse in fast gleicher Zeit doppelt so schnelles Wachstum wie die beiden vorigen.

Isoliert aus einer Bodenprobe vom Fuße des Steinbergs bei Plön in Holstein.

Der folgende Auszug aus dem Laborjournal ist im zweiten Abschnitt Beobachtungen in Reinkulturen, besprochen worden.

Rasse β

1. Tag

Gelockerter Kranz heller Hyphenspitzen, $<$ als 1 mm. Die Enden sind rund und haben eine hyaline Kappe. An einzelnen längeren, $>$ 1 mm, Hyphen sind die ersten Sporangien durch Querwände abgetrennt.

2. Tag

Hyphenlänge $>$ 1 mm.

Hyphen 2 mm lang.

Die meisten Hyphen sind bei der Sporangienbildung; das erste Sporangium wird gebildet, ist z. T. auch schon geöffnet und wird übergipfelt. Die Sporangiumanlagen sind zunächst in der Mitte und dann in der oberen Hälfte geschwellt. Mehrere Sporenreihen im Sporangium.

Rasse γ

Tafel 12: *Brevilegnia diclina* HARVEY Rasse.

Fig. 1: Habitus; die Wände der Sporangien sind aufgelöst; die Sporenballen fallen auseinander. 2: Nebenzweige mit Oogonen, von denen zwei von Antheridien erreicht sind; Befruchtungsschlauch des einen Antheridiums. 3: die fast fertig gebildete Oospore. Fig. 1 und 2 ca. 375 \times , 3 ca. 1000 \times .

Tafel 12



- Hyphenlänge bis 2 mm.
Meistens das erste, weniger das zweite Sporangium ist übergipfelt. Heteromorphe Sporen, rund oder fast rund, 14–14,5 μ in den Achsen, werden gebildet; viele sind auf den Schalenboden abgesunken.
3. Tag
Hyphen \pm 4 mm lang.
Die Sporangienzahl ist hier kleiner; Heteromorphie der Sporen weniger auffällig.
4. Tag
Hyphenlänge \pm 3 mm.
Kräftiger Wuchs, meistens das dritte oder vierte Sporangium gebildet und das 1. übergipfelt.
5. Tag
Hyphenlänge \pm 4 mm.
Viele Hyphen übergipfeln das 5. Sporangium. Junge, noch kurze Hyphen schießen nach, meistens in Oberflächennähe.
6. Tag
Hyphenlänge 4–5 mm.
Die meisten Sporen sind abgesunken, wenige treiben.
7. Tag
Hyphenlänge $>$ 5 mm.
Die Übergipfelungsstrecken werden kürzer; es entstehen Sporangienbüschel. An tiefer gelegenen, einzelnen Hyphen die ersten dünnen Nebenästchen.
8. Tag
Hyphenlänge 5–6 mm.
Viele Sporangienbüschel. An vielen, dünnen, verzweigten Nebenästchen kugelige Oogonschwellungen.
10. Tag
Hyphenlänge \pm 6 mm.
In einigen Sektoren des Wuchses sind die Hyphen erschlaft; sie erschöpfen sich in der Oogonbildung. In anderen Sektoren, an dunklen und jetzt heller werdenden Haupthyphen Nebenästchenbildung.
11. Tag
Sogar auf wenige kleine Sektoren allgemeine Oogonbildung. In älteren Eiern hat die Ölsekretion begonnen. Die jungen, später nachgewachsenen, oberflächennahen Hyphen sind noch bei der abklingenden Sporangienbildung.
- Hyphen \pm 6 mm lang.
Uppiger Wuchs; noch nicht so zahlreiche Sporangien; etliche Hyphen sind am Grunde drei- bis zweimal so breit wie oben.
- Hyphen 7–8 mm lang.
Wohl meistens das 3. Sporangium in Bildung oder ist auch übergipfelt. Auch hier nahe der Oberfläche junge Hyphen, die z. T. das 1. Sporangium abgetrennt haben.
- Hyphen $<$ 9 mm.
Das 3. bis 5. Sporangium ist übergipfelt bzw. in Bildung.
- Hyphen 9–10 mm lang.
Reiche Sporangienbildung; die ersten Sporangienbüschel.
- Hyphen $>$ 10 mm.
Viele Sporangienbüschel. Nebenästchenbildung stark. Zahlreiche Oogonschwellungen, vom unteren Teil der Hyphe aufsteigend gebildet.
- Hyphen \pm 11 mm lang.
An vielen Hyphen von 5–14 Oogonen gebildet. In anderen Sektoren noch starke Nebenästchenbildung.
- An einzelnen Hyphen noch Übergipfelungen. Die Hyphen mit starker Oogonbildung sind erschlaft. Bei den noch dunkleren, straffen, ist die Oogonbildung erst bis zur Hyphenmitte fortgeschritten.

12. Tag

Die nachgewachsenen Hyphen bilden als letzte Oogone. — Bei einigen Eiern ist die Olsekretion beendet.

Viele der oberflächennahen späteren Hyphen unterdrücken, wie es scheint die Sexualorganbildung. — Ältere Eier zeigen mehrere kleine Olkugeln in der Mitte, einige schon eine große, exzentrisch gelagerte.

14. Tag

Viele reife Eier.

Etwa $\frac{1}{3}$ der durchgemusterten Eier haben die Olsekretion beendet.

21. Tag

Wohl alle Eier zeigen exzentrisch gelagerte große Olkugeln. — Etwa ein Siebentel der Eier sind verdorben.

Ähnlich wie nebenan. — Die Haupthyphen sind leer, schlaff und geknickt. Stellenweise haben sie krümeligen Inhalt. Kurze Strecken mit Plasma sind durch Querwände abgetrennt; sie stagnieren.

Die Standortrasse α verhielt sich sehr ähnlich der Rasse β .

Diese Art ist von COOPER (1929) zytologisch untersucht worden. Die Kernverhältnisse im Oogon und bei der Befruchtung sind denen bei anderen *Saprolegniaceengattungen* gleich. Die von ihm gezeichneten Sporangien enthalten mehr- bis vielkernige Plasmaballen; einkernige Sporen erwähnt er nicht.

COUCH (1927) beobachtete schwärmende Zoosporen. Er erhielt sie in Kulturen, deren Wasser durch HCl auf das pH 4 gebracht war oder auch und zwar in großer Zahl, wenn das Kulturwasser auf folgende Weise vorbehandelt war: In 1 Liter dest. Wasser vom pH 5,8 bis 6 tat er 20 g Tierkohle, filterte es und hatte nach der Autoklavenbehandlung ein pH von 6,6 bis 6,8. — Es ist anzunehmen, daß durch diese Behandlung das Plasma im Sporangium wenigstens zum Teil in einkernige Sporen aufgeteilt wurde, die dann die Fähigkeit zu schwärmen hatten. Auch die Größenangabe, 10,3 μ im Durchmesser, stützt diese Annahme; denn sie entspricht der Durchschnittsgröße der Zoosporenzysten bei den *Saprolegniaceae*, die regelmäßige Zoosporen bilden.

Brevilegnia diclina ist die am meisten gefundene Art der Gattung.

Berichtete Funde:

HARVEY (1927): Achtmal in humösem, lehmigem und sandigem Boden, trocken und feucht, Wisconsin, Juni—Juli.

(1928): Zehnmal in 200 Aufsammlungen, Humus und Sand, trocken und feucht, Juni—Juli.

(1930): Dreiundfünfzigmal in 575 Bodenproben, lehmiger und sandiger Boden oft kultiviertes Land, trocken oder feucht, in 4 Staaten der USA, Juni.

RAPER (1929): Neunmal im Alfalfafeld, Januar — April.

FORBES (1934): Einmal, Bodenprobe, Gewächshaus, August.

Brevilegnia minutandra nov. spec.

Die extramatrikalen Hyphen sind an Ameisenpuppen 6—8 mm lang und 19—7 μ weit. Die zylindrischen Sporangien sind nicht selten bis 400 μ , ausnahmsweise bis 4 mm lang und enthalten regelmäßig eine Reihe von Sporen. Es treten im basalen Teile auch kurze, knotenartige Strecken auf, die zwei Reihen zeigen. Die Sporen haben die Breite der Hyphen, sind kubischer oder zylindrischer Form und haben letzterem Falle bis zu 85 μ Länge.

Die zahlreichen Oogone, an 4—8 μ dünnen Seitenästchen gebildet, enthalten stets eine Oospore. Die Oogonwände sind ungetüpfelt, zunächst glatt, später auch rügelig. Der Durchmesser der glatten Oosporen beträgt 13,5—20 μ , meistens $\pm 15,5 \mu$. Die sehr kleinen Antheridien sind selten, einzeln und entspringen unmittelbar hinter dem Oogon.

Gemmen sind sehr selten. — Bodenzpilz.

Der Pilz wurde aus einer Bodenprobe gewonnen, die im August dem obersten Streifen der Insel des Schönlsees etwas oberhalb der Wasserlinie entnommen war.

Die schlanken, jungen Hyphen erreichten an Ameisenpuppen am Ende des dritten Tages eine Länge von 4 mm und bis zum sechsten Tage 6 bis 8 mm. Das weitere Wachstum war schleppend und auf einzelne Hyphen der Sektoren beschränkt.

Schon nach zwei Tagen hatten die Hyphen die ersten Sporangien gebildet und zum Teil schon übergipfelt. Der Prozeß der Übergipfelung trat aber nicht so oft auf wie bei den anderen Arten. Die Übergipfelungsstrecken waren länger. Es wurden auch Hyphen gefunden, die bis zum Einstellen des Wachstums nur ein endständiges Sporangium gebildet hatten.

Die Sporangien erreichten oft Längen, die zwischen 250 bis 400 μ lagen, nicht selten waren sie noch länger, bis zu 2,4 mm. Die Zahl ihrer Sporen war darum sehr groß. In kurzen Sporangien waren sie häufig annähernd gleicher Größe, die langen enthielten am Grunde und auch in zwischenlagerten Stellen Plasmaballen bis zu 85 μ Länge. Die größeren quaderförmigen von ihnen zeigten oft eine zentral gelagerte Vakuole, die längeren zylindrischen mehrere, die dann unregelmäßig verteilt waren. In den längeren zylindrischen Sporen trat auch im Laufe einiger Tage noch Aufwölbung ein. — Die Sporangiumwand war ephemere; sie knickte, zerbrach, stülperte ab und war nach einigen Tagen nur noch in Teilstrecken (vorzüglich der basale Teil hielt sich länger) oder nicht mehr sichtbar. Die Sporen bzw. Plasmaballen trieben als wenig- oder vielgliedrige Ketten oder zu Kümchen vereinigt oder auch einzeln an der Oberfläche des Wassers oder anhängen auf den Schalenböden.

Die ersten wenigen Gametangien erschienen als endständige Kugelschwimmungen an den neugebildeten, dünnen, wenig oder nicht verzweigten Seitenästen, einzeln oder zu zweit, am Ende des dritten Tages. Am Ende des fünften Tages waren etwa ein Viertel der Hyphen im Rasen in die sexuelle Phase eingetreten. Der radiale Wuchs klang dann schnell ab. Das Maximum der Sexualorganbildung lag zwischen dem sechsten bis zum zehnten Tag. Die Tagesrate der gebildeten Oogone stieg von einzelnen

am Beginn bis zu 20 bis 30 an einer Haupthyphe zur Zeit der optimalen Entfaltung. Die errechnete Zahl der Oogone in einer Kultur betrug erheblich mehr als 2000.

Die werdenden Oogone waren kugelig, nahezu kugelig oder oval im Umriss. Hatte sich das stets in Einzahl auftretende Ei gebildet, das dem Oogon manchmal ganz, häufiger fast ganz oder selten nur zum Teil aufzufüllte, zeigten sich in den beiden letzteren Fällen flache Ausbeulungen oder auch Falten in der Oogonmembran. Unregelmäßige Umrisse sind bei jungen Oogonen sehr selten gesehen worden.

Die kugeligen, glatten Oosporen hatten einen Durchmesser von 13,5 bis 19,9 μ , oft einen solchen von $\pm 15,5 \mu$, und zeigten in vierzehntägiger Kultur eine exzentrisch im Plasma gelagerte, große Ölkugel.

Antheridien waren selten. Die Auszählung ergab etwa 15 % der Oogonzahl. Sie entsprangen meistens einzeln, auch wohl zu zweit, unmittelbar unter dem Oogon und waren auffallend klein. So kleine Antheridien, außer bestimmten hypogynen, habe ich bislang wohl nur bei *Aplanopsis terrestris* nov. spec. gesehen.

Gemmen, durch Zwischenwände abgetrennte, kurze interkalare Hypheenteile, sind selten aufgetreten. Die Mycelien erschöpften sich vielmehr in der Bildung von Sexualorganen.

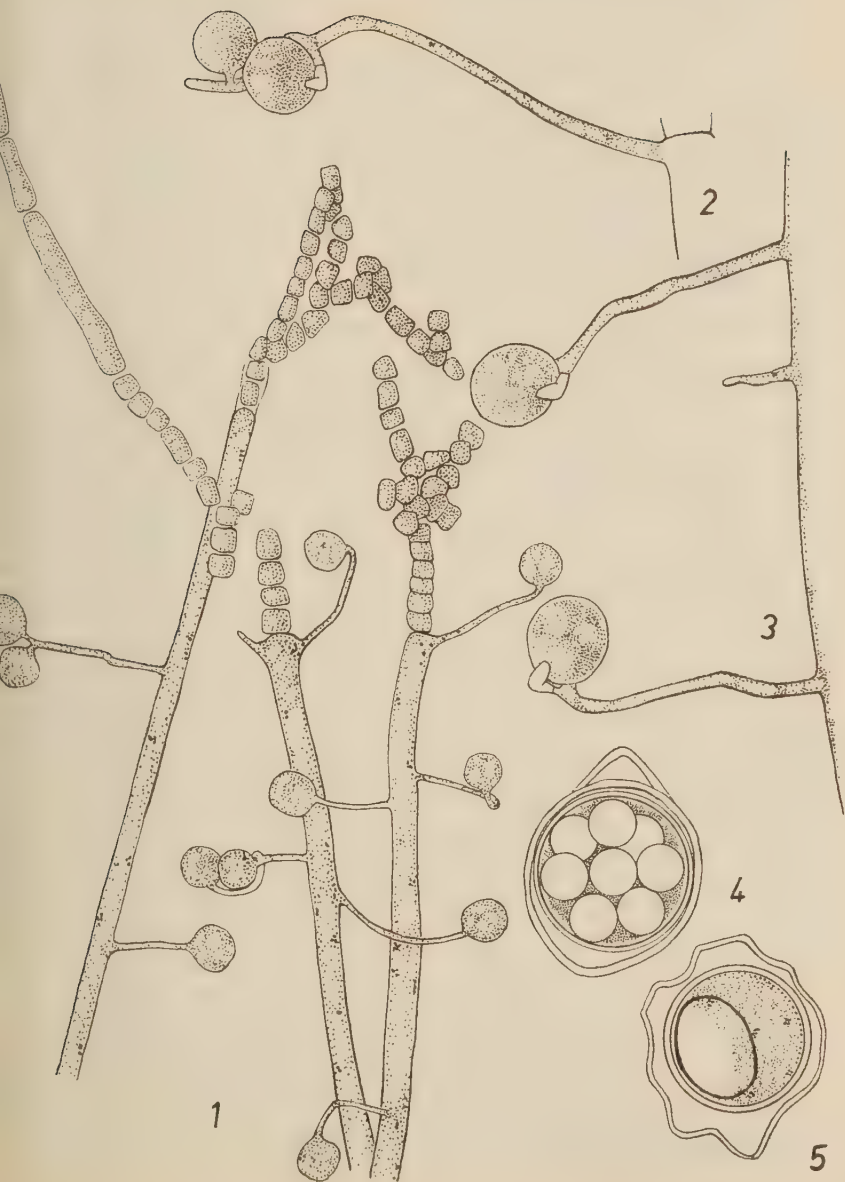
Zur Systematik. Dieser Pilz ist der Gattung *Brevilegnia* einzureihen. Unter deren Arten steht er *Brevilegnia linearis* nahe. In der Breite der Hyphen, den einreihig gelagerten Sporen und den Maßen der Oogonen und Oosporen sind sie einander ähnlich. Bei jener Art treten Antheridien an fast allen Oogonen auf, bei dieser an etwa einem Siebentel der Gesamtzahl.

Der Artcharakter dieses Pilzes ist besonders gegeben in den eigenartigen sehr kleinen Antheridien, die unmittelbar unter dem Oogon entspringen. Die Unterschiedlichkeit tritt auffällig zutage, wenn man die Tafel 13 mit der Tafel 32 bei COKER (1927) vergleicht. Bei *Br. linearis* sind die Antheridien ausdrücklich als groß und „tuberosus“ beschrieben und gezeichnet und entspringen regelmäßig in größerer Entfernung vom Oogon und sind aus diklinen Ursprungs. Die eigenartigen Antheridien hier, in Verbindung mit den auffallend langen und sporenreichen Sporangien, den kürzeren Oogonstielen, den Wuchs- und Sexualitätsunterschieden lassen es wünschenswert erscheinen, den oben beschriebenen Pilz als besondere Art neben die erwähnte *Br. linearis* zu stellen. (Bei *Br. linearis* sind meistens 10 bis 24 u

Tafel 13: *Brevilegnia minutandra* nov. spec.

Fig. 1: Habitus, vom Rande des Standes. 2 und 3: einige Oogonen, die die typischen, sehr kleinen Antheridien zeigen. 4: eine junge Parthenospore mit vielen Öltropfen. 5: die fertige Parthenospore mit exzentrischem Öltropfen. Fig. 1 ca. 285 \times , 2 und 3 ca. 520 \times , 4 und 5 ca. 1000 \times .

Tafel 13



is zu 60 Sporen in einem Sporangium gezählt worden. Die letztere Zahl
rifft hier für die kleineren Sporangien zu, während die längeren mehrere
undert Sporen enthalten.)

Genus: *Geolegnia* COKER.

in HARVEY, Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 41: 153—154, 1925.

Die schlanken (in der Mitte unter $20\ \mu$ breiten) Hyphen verzüngen sich
itzenwärts nur wenig. In den zunächst parallelwandigen, endständigen
porangien bilden sich mehrkernige, \pm kugelige, länglich- oder zylindrisch-
undeckige Plasmaballen, die einreihig, gelockert oder eng gelagert sind,
ch mit einer Membran umgeben, stets aplanetisch bleiben, durch Zerfall
er dünnen Sporangienwand frei werden und Keimschläuche treiben. —
ie zahlreich erscheinenden Oogone enthalten stets nur eine exzentrisch ge-
aute Oospore. Die an einem Teil der Oogone vorhandenen Antheridien
und androgyn oder diklin. Die parthenogenetischen Eier zeigen die gleiche
truktur wie die befruchteten.

Die Arten dieser Gattung sind als abgeleitet im phylogenetischen Sinne
anzusprechen, sowohl in Hinsicht auf die Zahl der Oosporen als auch in
ezug auf die Bildung der vegetativen Propagationsorgane. Auch die mehr-
ch innerhalb der *Saprolegniaceae* gleichzeitig mit der Reduktion der
osporenzahl auftretende Verminderung der Hyphenbreite liegt hier vor.

Die einreihig gelagerten Sporen sind mehrkernige Plasmaballen. Sie
aben den morphologischen Wert von so vielen Zoosporen, wie Kerne vor-
anden sind. Ein Veranschaulichungsbeispiel ist uns in den *Vaucheriaceae*
egeben. Dort werden auch mehrkernige „Synzoosporen“ gebildet, die, je-
eils den ganzen Inhalt des Sporangiums umfassend, so vielen einkernigen
oosporen homolog sind, wie Kerne erhalten bleiben. Jene „Synzoospore“
at in der Regel so viele Geißelpaare, wie Kerne vorhanden sind, doch
ommen auch aplanetisch bleibende vor. *Vaucheria hamata* bildet nur
planetische „Synzoosporen“; sie ist auch Landbewohnerin geworden. Also
uch in der Algengattung *Vaucheria* führt der Habitatswechsel vom Wasser
ufs Land von planetischen zu aplanetischen vegetativen Sporen.

Die Gattung *Geolegnia* enthielt bis jetzt zwei Arten, die zuerst in den
SA gefunden wurden. Mittlerweile ist über sie auch von Deutschland
erichtet, und zwar von HÖHNK (1935) und RICHTER (1937); hier wird eine
eue Art hinzugefügt. — Die 1935 als *Geolegnia spec.* bezeichnete Form
ing ein und ist bislang noch nicht wieder gefunden worden.

Schlüssel zum Bestimmen der Arten:

Die typischen Sporangien enthalten gelockert
perlschnurartig gelagerte Plasmaballen, die
 \pm kugelig sind oder elliptischen, selten un-
regelmäßigen Umriß haben.

2. Oosporendurchmesser 13 bis 15 μ 1. *G. inflata*
2. Oosporendurchmesser 16 bis 19 μ 2. *G. intermedia* n. sp.

1. Die Sporangien enthalten gewöhnlich länglich-rundeckige, zylindrische Plasmaleiber verschiedener Länge, die häufig durch Zwischenwände getrennt sind.

2. Oosporendurchmesser 20 bis 32 μ 3. *G. septisporangia*

1. *Geolegnia inflata* COKER et HARVEY.

Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 41: 154—155, pls. 12—15, 1925. (Dasselb.)

Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts a. Letters 23: 553—555, pls. 4—6, 1925.

Weitere Literatur:

1927, COUCH, J. N. Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 42: 233—235, pl. 43, fig. 1—14.

1937, RICHTER, W. Flora 131: 260—261, Fig. 18.

Die Mycelien dieser Art wurden aus Bodenproben gewonnen, die dem Uferstreifen des Schöhsees, des Kleinen Ukles, den Inseln des Schöhsees und dem Uferstreifen des Auebaches bei Bremen entnommen waren. Die Mehrzahl der Fundstellen lag bis zu 50 cm oberhalb des Wasserspiegels.

An Ameisenpuppen blieben die Rasen klein und locker, an Hanfsamen war er größer und dicht. Die Hyphenlänge an ersteren maß 2 bis 3 mm, an letzteren bis zu 5 mm. Das intramatrikale Mycel bestand aus sich verjüngenden kurzen Enden der sich an der Basis aufteilenden Haupthyphen.

Die Breite der extramatrikalen Haupthyphen war an der Basis und der Mitte annähernd gleich. Sie lag zwischen 15 bis 5 μ . Das Ende war stumpf und hatte eine hell-hyaline, schmale Kappe.

Die gewöhnlich kurzen Endstrecken der Hyphen und auch der sich abgabelnden Seitenzweige wurden, nachdem sie durch eine Zwischenwand abgetrennt waren, zu Sporangien. In ihnen bildeten sich in angenähert gleichen Abständen Schwellungen. Waren die Plasmastränge zwischen diesen durch Abfließen verschwunden, resultierten, meistens zwischen 3 bis 5, aplanetische Plasmaballen, auch als Sporen bezeichnet, von verschiedener Größe und Form. Sie waren kugelig, elliptisch, eiförmig oder auch, selten unregelmäßig im Umriß. Vielfach zeigten sie eine deutliche Vakuole. Der Durchmesser der kugeligen Plasmaballen lagen zwischen 15 bis 20 μ , der der Achsen der anderen zwischen 21 bis 25 \times 17 bis 11 μ . Interkalare Sporangien wurden nicht beobachtet.

Die zunächst elastische Sporangienwand zerbrach und zerfiel, wenigstens streckenweise. Oft trieben dann die Sporen, einzeln oder zu mehreren aneinanderhaftend, zunächst an der Oberfläche des Wassers, früher oder später sanken alle auf den Schalenboden ab.

Am zweiten oder dritten Tage nach den ersten Sporangien entsprossen an den Haupt- und Nebenhypen jene feinen Nebenäste, 2,5 bis 5 μ dick, an denen die meist kugeligen Oogone entstanden, die ungetüpfelte Wände hatten und die, ganz oder fast ganz, von dem stets einzeln gebildeten Oogonien ausgefüllt waren. Die Durchmesser der Oogone lagen zwischen 13 bis 19

der exzentrisch gebauten Oosporen betragen bei 71 Messungen nie mehr als $16\ \mu$, im Durchschnitt etwa $14,3\ \mu$.

Henkelartige Antheridienfäden waren an etwa zwei Fünfteln der Oogone vorhanden. Sie entsprangen den oogontragenden Fäden nahe dem Oogonansatz, berührten das Oogon meistens mit der Spitze und sandten einen Fruchtlauf zur Oospore. Dikline Antheridien wurden nicht gefunden. Dieser Pilz ist bislang nur im Boden nachgewiesen worden, und zwar sowohl im feuchten (Ufer, Wiese, Weide, Garten, unter Humus und Moos) als auch im trockenen (Lehm und Sand). Im Ufer der Teiche und Gräben dürfte er wohl mit Regelmäßigkeit gefunden werden; in trockenem Sand fand ich ihn nicht. In den USA ist er in der östlichen Hälfte mehrfach nachgewiesen worden und von den anderen Ländern nur in Deutschland.

Berichtete Funde:

ARVEY (1925): Dreimal in trockenem, sandigem und schwarzem sandigem Boden unter Moos, November und März.

(1928): Fünfunddreißigmal in 200 Bodenproben in Wisconsin, humöser Boden, feucht und trocken, Juni—August.

(1930): Achtundzwanzigmal in 575 Bodenproben, in 4 Staaten, in lehmigem, sandigem Boden, feucht und trocken, Acker.

OKER (1926): Dreizehnmal, Gartenerde, Juni—Juli, North Carolina.

OUCH (1927): Einmal, Long Island.

PER (1929): Siebenmal, verschiedene Böden, Januar und Mai.

HNK (1935): Einmal, Wiesenboden, Butjadingen.

CHTER (1937): Einmal, Bachufer bei Marburg, Dezember.

Geolegnia intermedia nov. spec.

An Ameisenpuppen beträgt der Radius des Rasens $\pm 4\ \text{mm}$, an Hanfsamen $\pm 7\ \text{mm}$. Die Hyphenbreite ist an der Basis und Mitte fast gleich. Sie mißt meistens $8\text{--}12\ \mu$. Die parallelwandigen Hyphen endigen stumpf mit hyaliner Kappe. Die Sporangien, $85\text{--}180\ \mu$ (meistens zwischen $110\text{--}150\ \mu$) lang, enthalten ein- bis $3\text{--}7$ perlchnurartig gelagerte Plasmaballen, die sogen. Sporen. Diese stets planetisch bleibenden Sporen sind kugelig (Durchmesser $\pm 17\ \mu$) oder oval im Querschnitt (Achsen oft zwischen $17\text{--}20 \times 13\text{--}16\ \mu$). Sind in ihnen eine größere oder einige kleinere (bis zu 3) Vakuolen vorhanden, sind die Maße größer, etwa $\pm 18\ \mu$, im Durchmesser $21\text{--}26 \times 11\text{--}19\ \mu$. — Die Sporangienwand ist sehr dünn und zerfällt, wenigstens teilweise, in einem Tag oder wenigen Tagen.

An $2,5\text{--}5\ \mu$ engen Seitenzweigen entstehen die Sexualorgane. Die ungetüpfelten, meistens glatten Oogonwände sind ganz oder fast ganz von der einzigen Oospore ausgefüllt. Die Oosporen haben einen Durchmesser von $16\text{--}19,5\ \mu$; sie sind exzentrisch gebaut und zeigen eine große Ölkugel. — Etwa $\frac{1}{3}$ der Oogone tragen Antheridien. Sie sind androgynen Ursprungs und entspringen nahe dem Oogonansatz.

Gemmen sind nicht beobachtet worden. — Bodenzpilz.

Auszug aus dem Laborjournal:

3. Tag: Wenige kurze Hyphen sind sichtbar.

5. Tag: Hyphenlänge bis $2,5\ \mu$; gelockterter, gleichmäßiger und gesunder Wuchs rings um das Substrat. — Ein Pflänzchen trägt schon dünne Seitenästchen, von denen zwei je eine Oogonschwellung tragen.

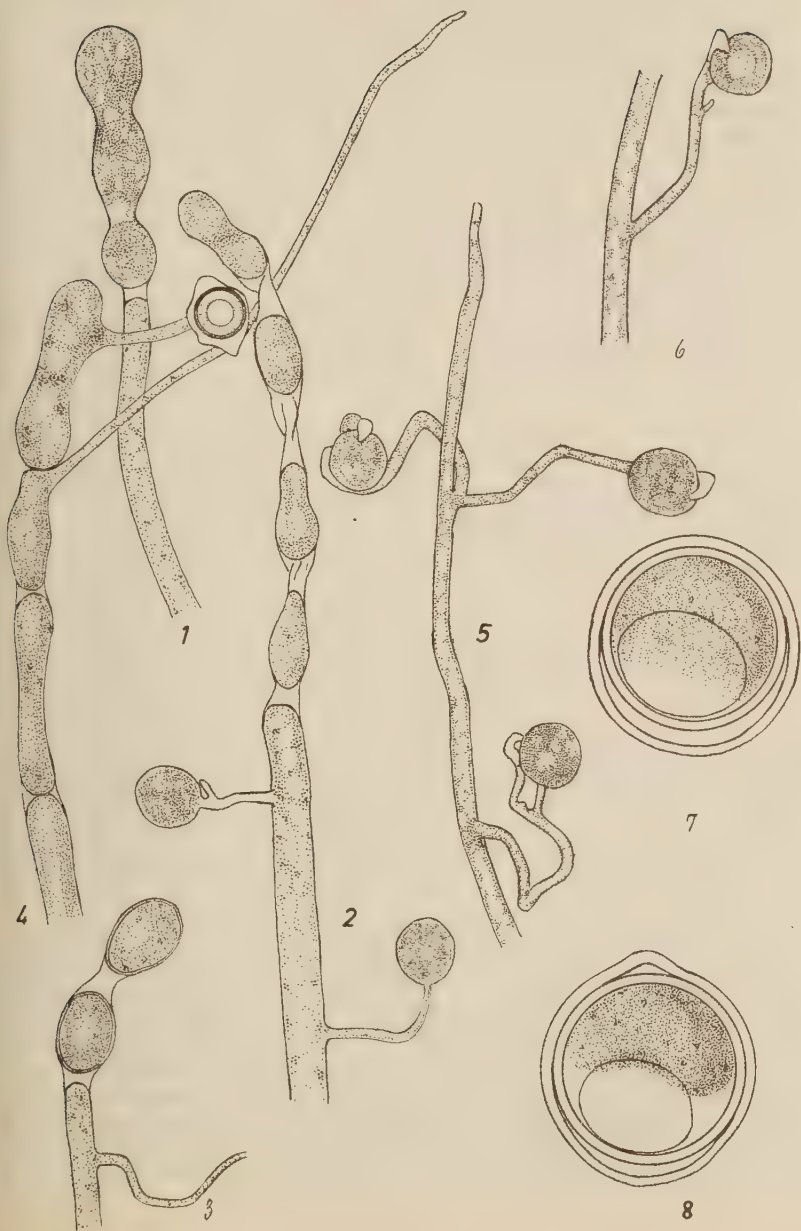
- Am 6. Tag: Hyphen 3 mm lang. — Die oberflächennahen Pflänzchen haben, nachdem einzelne Sporangien gebildet waren, Sexualorgane geformt; insgesamt sind bis jetzt über 200 Oogone vorhanden.
- Am 7. Tag: Hyphen bis 4 mm lang. Das radiale Wachstum zeigten die Pflänzchen mittlerer oder tiefer Lage, die bislang keine Fortpflanzungsorgane gebildet hatten. Die meisten von ihnen, die mitteltief gelagerten, zeigten jetzt Sporangien. — Etwa $\frac{1}{3}$ der vorhandenen Oogone haben meistens 1, nicht mehr als 2 androgyne Antheridien, die selten den Haupthyphen entspringen.
- Am 8. Tag: Radiales Wachstum allgemein beendet. Viele der tieferen Pflänzchen bilden Sporangien. — Sehr selten bilden Pflänzchen mit Sexualorganen noch ein Restsporangium. — Reiche Oogonbildung, überschlagsweise sind mehr als 1400 vorhanden.
- Am 9. Tag: Im Bestand sind immer noch einzelne Sektoren oder Pflänzchen ohne Sexualorgane.
- Am 11. Tag: Wohl alle Pflänzchen bei der Sexualorganbildung. — In etlichen der älteren Oosporen ist die Ölsekretion abgeschlossen; ein exzentrisch gelagerter großer Öltropfen ist vorhanden.
- Am 15. Tag: Der Wuchs ist nahezu erschöpft; nur an der Peripherie noch einige Oogone in Bildung. — Etwa die Hälfte aller Oogone enthält reife Oosporen oder Parthenosporen.
- Am 22. Tag: Noch ein Pflänzchen vorhanden, das 1 Sporangium mit 3 Sporangiosporen gebildet hat und jetzt in halber Hyphenlänge die ersten Oogonanschwellungen bildet.

Die Besiedlung des Köders erfolgte bei dieser Art verhältnismäßig langsam, wenn auch gleichmäßig. Die Annahme, daß das Substrat nicht zureichend ist unbefriedigend: denn der Wuchs war gesund, und alle Pflänzchen zeigten eine lückenlose Entwicklung und einen harmonischen Ablauf ihrer Entwicklungsphasen. Wohl aber sind die Feststellungen erklärend, daß die Sekundärinfektionen durch Zoosporen, durch Aplanosporen und Seitenhyphen sehr zahlreich waren und die Hyphen auch an der Basis einen engen Durchmesser hatten. Darum geschah die Besiedlung des Köders langsam, und der Gesamtzustand

Tafel 14: *Geolegnia intermedia* nov. spec.

Fig. 1, 2 und 4: Ausschnitte aus der Peripherie der Kultur. 1: junges Sporangium, in dem sich das Plasma zu Ballen kontrahiert. 2: ein Sporangium mit fertigen Sporen, die alle Vakuolen zeigen. 3: die Plasmaballen, die mehreren Zoosporen homolog sind, zeigen die neugebildete, eigene Membran. 4: die Plasmaballen sind Gameten ähnlich, besonders dann, wenn die Sporangienmembran verschwunden ist; am Keimschlauch der oberen Spore ist ein Oogonium gebildet, dessen Oospore von oben gesehen ist, so daß die exzentrisch gelagerte Ölkugel zentrisch erscheint. 5: ein Seitenast mit Gametangien; das untere der drei Oogone zeigt den seltenen Fall, daß ein Antheridium nicht in unmittelbarer Nähe des Oogons entspringt. 6: ein Oogon mit dem typischen kleinen, am Oogonansatz entspringenden Antheridium. 7 und 8: Oogon mit reifen Oosporen; die Öltropfen liegen exzentrisch. Fig. 1 bis 6 ca. $375\times$, 7 und 8 ca. $1200\times$.

Tafel 14



stand zeigte sehr ungleichaltrige Pflänzchen. Hier bildeten die ersten oberflächennahe Scheibe, und die späteren siedelten sukzessive darunter. So fanden sich auch nach ein bis drei Wochen noch Pflänzchen, die noch nicht oder kaum begonnen hatten, Fortpflanzungsorgane zu bilden.

Um Vergleichsdaten über die Entwicklungsphasen zu erhalten, mußten mehr als bei vielen anderen Arten einzelne Pflänzchen oder kleine Faktoren beobachtet werden. Dabei ergab sich die Feststellung, daß die Zeiten für die beiden ersten Entwicklungsphasen, die des vegetativen Wachstums und der Sporulation, im Verhältnis zur Zeit, die von der Bildung der Sexualorgane ausgefüllt ist, bemerkenswert kurz sind. Diese Relation wirkt sich so aus, daß auch die Menge des Plasmas hier weit mehr als z. B. bei aquatischen Saprolegniaarten für die Bildung der Sexualorgane gebraucht wird. Bei jenen erschöpft sich eine Pflanze oder eine Kultur in der Bildung der vegetativen Fortpflanzungsorgane und zieht die Plasmareste zu einem Alter in Gemmen zusammen. Gemmenbildungen traten hier nicht auf, vielmehr erschöpften sich die Kulturen dieser Art in der Bildung von Sexualorganen.

Diese Verschiebung des Leistungsoptimums bei dieser Art scheint im wesentlichen nicht phänotypisch bedingt zu sein. Das Bild hier ist vielmehr ein Schritt aus einer Progression, deren Endstadium in der genotypisch bestimmten Unterdrückung der Sporulation liegt, wie sie bei *planopsis terrestris* erreicht ist. — Eine ähnliche Reihe liegt auch bei den *Achlyoideae* vor, die von *Achlya* über *Achlya braunii* REINSCH, 1877, bis nach *planus braunii* DE BARY, 1888, führt.

Die Zahl der Sporangien war bei *Geolegnia intermedia* nur klein. Oft wurde nur eins gebildet oder es entstanden, endständig an Seitenzweigen, die sich unmittelbar unter den Sporangien oder auch tiefer an der Hyphe abgabelten, noch ein zweites oder gar ein drittes.

Die einreihig liegenden Sporen weiteten bei der Plasmakontraktion die Sporangienwand aus; frei wurden sie durch den Zerfall der letzteren. Oft liegen durch Wandreste einige Sporen miteinander verbunden. Sie infizieren neue Substrate durch Schläuche.

Der Pilz wurde aus Bodenproben gewonnen, die dem Uferstreifen des Bodensee im Juli und August entnommen waren.

Zur Systematik. Der behandelte Pilz ist der Gattung *Geolegnia* einzureihen, und zwar steht er *G. inflata* nahe. Beide Mycelien wurden mehrere Monate nebeneinander gezüchtet. Auch habituell waren sie voneinander zu unterscheiden. Die Hyphen des beschriebenen Pilzes wurden etwas länger und hatten im Durchschnitt die geringere Breite.

Das wesentliche Unterscheidungsmerkmal ergibt sich aber aus der Kontraktion der Oosporenmasse bei beiden Arten. Bei *G. inflata* betrug der mittlere Durchmesser $14,3 \mu$, und das trifft genau mit der Originalbeschreibung, die 13 bis 15μ angibt, überein. RICHTER führte als Häufigkeitswert $15,4 \mu$ an. Das Extreme 12 bis 17μ an. Alle Messungen bei dem behandelten Pilz

lagen zwischen 16 bis 19,5 μ . Die entsprechenden Zahlen der dritten *Geolegnia*-art, *G. septisporangia*, liegen zwischen 20 bis 23 μ .

Die Maße der neuen Art fügen sich auffallend zwischen die der ältere ein; darauf nimmt der Name auch Bezug.

3. *Geolegnia septisporangia* COKER et HARVEY.

Journ. El. Mitchell Sci. Soc. 41: 155—157, pls. 14, 18; 1925. Dasselbe in Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts a. Letters 23: 555—558, pl. 7; 1928.

Weitere Literatur:

COUCH, J. N. Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 42: 235—234, pl. 42, figs. 8—23; 1927.

Mycelien, die der Diagnose dieser Art entsprachen, fand ich wiederholt in der Umgegend Bremens und zweimal im Uferstreifen und auf einer Insel des Schöhsees, und je einmal im Uferstreifen des Kleinen Uklei und an der Grodenkante nördlich von Bremerhaven.

Sie waren in den Mischrasen enthalten, die an Ködern erschienen, die den aufgeschwemmten Erdproben zugefügt waren. Sie wurden nicht reingezüchtet; die Angaben sind nach Zupfpräparaten gemacht. Die Hyphebreite in der Mitte war 13,5 bis 19 μ . Die Sporangien enthielten einen bis neun, gewöhnlich zwei bis fünf, selten fast kubische, meistens zylindrisch-rundeckige, parallelwandige oder auch in der Mitte leicht verdickte Plasmaballen (Sporen), die auch eine eigene Membran zeigten. In Einzelzellen waren sie außerdem noch durch eine Zwischenwand getrennt. Die Breite der Sporen ist die der Hyphe oder einige μ dicker, ihre Länge schwankt, sie betrug vom Eineinviertelfachen bis Vierfachen der Breite. Auch die sich abgabelnden Seitenzweige trugen endständige Sporangien. Interkalare wurden in Bildung beobachtet. Die Keimung erfolgte durch Schläuche.

Die kugeligen Oogone maßen 21 bis 27 μ im Durchmesser. Ihre Wände waren glatt, tüpfellos und fast ganz vom einzigen Ei ausgefüllt. Die Oosporen waren exzentrischer Struktur und maßen 19 bis 25 μ im Durchmesser.

Die Antheridien waren androgynen Ursprungs; sie entsprangen in der Nähe des Oogonansatzes und trafen, henkelartig gekrümmt, mit der Spitze auf das Oogon.

Berichtete Funde:

- HARVEY (1925): Dreimal, in trockenem, sandigem Lehm und dunklem Boden unter Moos, März.
(1928): Zwölfmal in 200 Bodenproben, Wisconsin, in trockenem und feuchtem Boden, Blumenbeeten, Juni—Juli.
(1930): 31 \times , in 4 Staaten der USA.
COUCH (1927): Mehrere Male in Bodenproben von Long Island.
COUCH (1927): Mehrere Male in Bodenproben von Long Island.
(1926): Einmal in rotem Tonboden, Februar.
RAPER (1929): Sechsmal in Bodenproben, Januar, Februar, Mai, November.
HOHNK (1935): Mehrere Male in feuchten Wiesen und auf feuchten Äckern, bei Bremen, Juni.

Genus: *Aplanopsis* nov. gen.

Einer kurzen verbreiterten, extramatrikalen Basis entspringt die während des vegetativen Wachstums wenig verzweigte 9—15 μ breite parallelwandige Haupt-hypho. — Sporangien sind unbekannt — Endständig an den während der sexuellen Phase entstehenden, 5—8 μ engen, vielfach verzweigten Nebenästchen sitzen die Oogone, die eine Oo- oder Parthenospore zentrischer oder leicht subzentrischer Struktur enthalten. — Bodenzpilze.

Aplanopsis terrestris nov. spec.

Die Breite der Haupthyphen beträgt 9—15 μ ; sie wachsen mit abgerundeter, hyaliner Spitze. Die seltenen Nebenäste jugendlicher Pflänzchen haben gleiche Breite. Reiche Verästelung, gewöhnlich in etwa halber Hyphenlänge beginnend und spitzwärts fortschreitend, setzt bei anklingender Sexualphase ein; die Äste sind 5—8 μ breit. Endständig sitzen an ihnen die Oogone als kugelige Schwellungen oder sie haben ovalen Umriß mit einigen oder mehreren Höckern der fingerartigen Auswüchsen. In jedem Oogon ist eine Oo- bzw. Parthenospore vorhanden, deren Durchmesser 15—22 μ beträgt, zentrisch oder subzentrisch gebaut ist und die mit Schläuchen gelegentlich nach kurzer Ruhezeit auskeimt. — Sporangien werden nicht gebildet. Gemmenhafte Bildungen sind selten. — Bodenzpilz.

Der Pilz wurde aus Bodenproben gewonnen, die dem Uferweg am Schönebeck und der Deichkrone beim Wremer Siel (nördlich von Bremerhaven) entnommen waren, und wurde an Ameisenpuppen, Hanfsamen und Reisvorräten kultiviert.

In den ersten drei bis vier Tagen sind allein die schlanken, 9 bis 15 μ breiten, mit grobkörnigem Inhalt versehenen Haupthyphen mit sehr kurzer, relativ breiter Basis vorhanden, von denen sich einige Seitenäste von geringer Breite abgeben. Sie wachsen oft dem Boden aufliegend, gerade vorwärts, sind auch gewellt oder gelockt oder wachsen auch wohl wieder in den Köder hinein.

Im Bilde eines etwa zwölftägigen Mycels fallen diese primären plasmareichen Haupt- und Nebenhyphe immer noch durch ihre dunkle Färbung auf. Sie wachsen, bis die Nahrungsquelle versiegt. Ihr Plasma erschöpft sich bei der Bildung der Sexualorgane. Dann werden sie hell-hyalin, schlaff, knicken oft am Schalenboden, knicken und zerbrechen. — Ihnen entspringen, etwa am vierten Tage beginnend, die 5 bis 8 μ dünnen, viel verästelten oogontragenden Nebenäste. Die plasmaleeren Ästchenbüschel knicken, brechen ab und treiben dann, zusammen mit den aufsitzenden einzelnen oder zu Gruppen vereinigten Oogonen im Wasser.

Die ersten Oogone sind gewöhnlich flachkugelig. Die späteren, und sie sind die Mehrzahl, haben stumpfe Höcker oder fingerartige Auswüchse. Manchmal sind sie auch bis zur Kontraktion des Plasmas zum Ei glatt und zeigen erst danach wenige bis viele Falten und Ecken. Dünne Oogonemembranen blättern oft ab; die Oosporen fallen dann heraus und sinken auf den Schalenboden.

Die kugeligen zentrischen oder subzentrischen Oosporen messen 15 bis 22 μ , meistens 16 bis 19 μ im Durchmesser. Nicht selten sind sie auch von

elliptischem oder ovalem Umriß; in Ausnahmefällen zeigen auch sie stumpfe Wölbungen. Eine Kugelschale heller Tröpfchen umgibt die innen gelagerte Plasmakugel; in der Aufsicht sind ein oder auch zwei Tröpfchenreihen zu erkennen.

Die Antheridien sind sehr selten. Sie entspringen nahe dem Oogonansatz, sind klein, ähnlich wie bei *Brevilegnia minutandra*, und unverzweigt.

Gemmen besonderer Form sind nicht vorhanden. Manchmal trennen Querwände sehr verschieden lange Hyphenstrecken. Sie sind mit Plasma dicht gefüllt und überleben die plasmaarmen benachbarten Teile um einige Zeit. Verschiedenen Kulturbedingungen ausgesetzt, zeigten sie nur Keimung mit Schläuchen.

Auszug aus dem Laborjournal:

Aplanopsis terrestris ist hier *Brevilegnia subclavata* gegenübergestellt. Der Auszug ist hier von jenen Kulturen genommen, die gleichzeitig mit den vorher mitgeteilten liefen, um sie mit ihnen vergleichen zu können. Vierundzwanzig Stunden lang waren die frischen Köder alten stagnierenden Kulturen beigelegt. Die erste Aufzeichnung ist nach weiteren vierundzwanzig Stunden gemacht.

Br. subclavata

Von den wenigen kleinen Pflänzchen hat eins das erste Sporangium abgetrennt und ein anderes das erste Sporangium geöffnet.

Lockerer Kranz von Hyphen.

Hyphenlänge bis 1,5 mm.

Apl. terrestris

1. Tag

Wenige, 1 mm lange Hyphen.

2. Tag

Desgl. Hyphenlänge bis 2 mm.

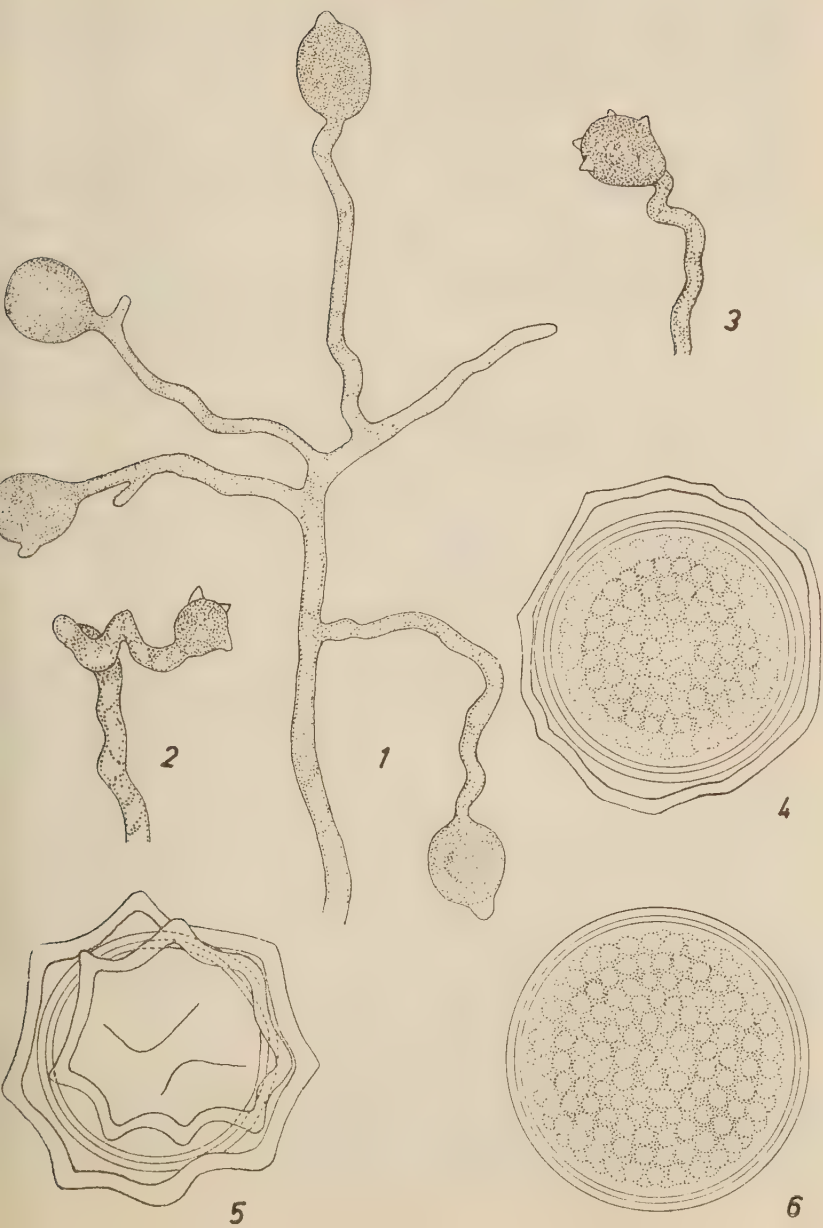
3 Tag

Hyphen 3—4 mm lang, nicht oder sehr wenig verzweigt.

Tafel 15: *Aplanopsis terrestris* nov. gen. et spec.

Fig. 1: eins der vielen Nebenästchen, die die Oogone tragen; die letzteren sind fast kugelig und glatt oder haben auch Auswüchse, Höcker; diese entstehen früh an der Schwellung, oft ist dann noch keine Trennungswand, die das Oogon von der Hyphe trennt, gebildet. 2 und 3: junge Oogonschwellungen mit Höckern. 4: ein Oogon mit der einzelnen, zentrisch gebauten Oospore; die Oogonwand ist geschrumpft. 5: eine Oogonmembran, die viele Höcker und Falten hat; von der Oospore ist nur der Umriß eingezeichnet. 6: eine Oospore, von der die Oogonmembran abgefallen ist. Fig. 1 bis 3 ca. 520 \times , 4 bis 6 ca. 1800 \times .

Tafel 15



- phenlänge bis 3 mm. Etliche Hyphen ergipfeln das erste, die meisten das zweite, einige das fünfte Sporangium.
4. Tag
Hyphen im Durchschnitt 5 mm lang, etliche 6 mm. Einige Pflänzchen bilden in halber Länge schon die feinen Nebenästchen, die insgesamt etwa 150 oogoniale Schwellungen, z. T. mit Ausstülpungen, tragen.
5. Tag
Einzelhyphen enden stumpf, 6 krüppelhaft gewachsene Pflänzchen haben keine Oogonschwellungen tragende Seitenzweige gebildet.
6. Tag
Hyphen 5 mm lang; fast nur subclavate Sporangien. Etwa $\frac{1}{4}$ der Hyphen zeigen unteren Drittel beginnend bis unter dem endständigen Sporangium fortschreitend Nebenästchen mit Oogonschwellungen.
7. Tag
Durchschnittliche Hyphenlänge 11 mm, einzelne, bisher ohne Sexorganbildung bis 14 mm lang.
9. Tag
Hyphenlänge 5—6 mm, alle Pflanzen im Stadium der Bildung der Sexualorgane.
Hyphen \pm 12 mm lang, manche bis 18 mm. Im oberen Teil einer geknickten Hyphe ist eine Querwand gebildet. (Später, im Wassertropfen mit Köder auf dem Objektglas keimte das Stück mit Schläuchen, gemmenartig.)
10. Tag
Wachstum fast abgeschlossen. Es entstehen Sporangienbüschel. Viele Oogone zeigen Oosporen, die das Oogon nicht füllen; Ölsekretion im Gange, noch mehrere Tropfen in den Oosporen vorhanden.
11. Tag
Die ersten Oosporen zeigen die exzentrische große Ölkugel.
Die Ölsekretion in den meisten Oosporen oder Parthenosporen beendet.
12. Tag
Etwa $\frac{1}{3}$ aller Oosporen exzentrische Ölkugelstruktur.
13. Tag
Etwa $\frac{2}{3}$ aller Oosporen fertig.
Von einigen Haupthyphen, die schon zahlreiche Oogone tragen, haben sich nahe der Basis gleich breite Seitenzweige abgegabelt, die noch keine Gametangienästchen zeigen.
20. Tag
Hyphen sind schlaff, der Rasen erscheint erschöpft. Ölsekretion im wesentlichen beendet. Einzelne wenige Eier sind verdorben.
Rasen bis auf wenige, lange, wachsende Nebenhyphen erschöpft, auch diese gehen zur Bildung von Sexualorganen über. Keine verdorbenen Eier.

Jede Art zeigt ein Ineinandergleiten der Lebensphasen; die vorgehende dauert noch an, wenn die neue anklingt. Jede für sich verläuft harmonisch, weil sturzhaftige Auslösungen oder störende Unterbrechungen nicht eintreten.

Apl. terrestris ist der *Br. subclavata* vom ersten Tage an um etwa das Doppelte voraus. Bei der ersteren waren die Tagesraten 1; 1; 1,5; 1,5; 2; 2; 1,5 und 1 mm. Bei der letzteren —; —; 1; 1,5; 1; 1; 1 mm. Im Endresultat hat *Apl. terrestris* etwa die doppelte Hyphenlänge wie *Br. subclavata*.

Wenn bei *Br. subclavata* die halbe Endlänge erreicht ist, beginnen die beiden Tage der optimalen Sporangienbildung. Bei *Apl. terrestris* auftreten zur gleichen Zeit die ersten Zeichen der sexuellen Phase auf. Beide Ereignisse beginnen am vierten Tage.

Der kontinuierlich-gleitende Ablauf der Entwicklung und die Gleichzeitigkeit im Beginn der vegetativen Propagation bzw. der Oogonbildung überwiegen rasch. Die Sporangienbildung bei *Aplanopsis* fehlt; sie ist auch in Parallelkulturen, an anderen Substraten und in verschiedenen pH nicht eingetreten. Das führt zu der Annahme, daß die zytologischen Verhältnisse in beiden Mycelien ähnlich sind. In beiden tritt die für die nächste Phase notwendige vermehrte Kernteilung auf. Die entstehenden Kerne aber verwendet jede der beiden Arten anders, *Br. subclavata* für die vegetative Propagation, die andere für die konservierende Aufgabe der Parthenosporenbildung. Vielleicht steht damit in Zusammenhang die viel höhere Zahl der Oogone bei *Apl. terrestris* und auch die geringere Zahl der Antheridien bzw. der befruchteten Oosporen. Dann wären die Eigentümlichkeiten bei *Aplanopsis* in noch gesteigertem Maße Anpassungen an das Leben im nichtsubmersen Boden, als es bei *Br. subclavata* schon realisiert ist. Dann gibt *Apl. terrestris* auch ein Beispiel dafür, daß die Ausbreitung der Parthenogenese mit der entschiedeneren Anpassung an terrestrische Verhältnisse zunimmt.

5. Zusammenfassung.

Aufsammlungen von Bodenproben aus den Uferstreifen verschiedener Gewässer und aus Wiesen-, Garten- und Ackerböden in der Umgegend von Plöns (Holstein), Bremens und Bremerhavens enthielten gewöhnlich Vertreter der *Saprolegniaceae*. Von diesen wurden die Formen kultiviert und hier behandelt, die in ihren morphologischen Kriterien Anpassungen an das terrestrische Habitat zeigten.

Solche Kriterien sind gegeben in den diagnostisch verwerteten Eigenschaften der Sporangien, der abnehmenden Individualisierung der Sporen, der fortschreitenden Unterdrückung des Planetismus der Sporangiosporen und der Reduktion der Oosporenzahl in einem Oogon bis auf die genotypisch bestimmte Einzahl.

Es ist gezeigt, daß für die schrittweise Abwandlung jedes dieser Kriterien die behandelten Formen Illustrationen liefern, die sich in einer gleitenden Reihe darstellen lassen. Diese gleitenden Reihen gebündelt zeigen die

denz der Ausbreitung dieser Pilzfamilie, und zwar vom ursprünglichen Aufenthalt im Wasser aufs Land.

Gefunden und behandelt wurden:

- Calyptralegnia achlyoides* COKER et COUCH, 1923,
Thraustotheca clavata (DE BARY) HUMPHREY, 1892,
Brevilegnia bispora COUCH, 1927,
" *parvispora* nov. spec.,
" *subclavata* COUCH, 1927,
" *unisperma* COKER et BRAXTON, 1926,
" " var. *litoralis* COKER et BRAXTON, 1926,
" *diclina* HARVEY, 1927,
" *minutandra* nov. spec.
Geolegnia inflata COKER et HARVEY, 1925,
" *intermedia* nov. spec.
" *septisporangia* COKER et HARVEY, 1925, und
Aplanopsis terrestris nov. gen. nov. spec.

Von diesen ist *Thraustotheca clavata* mittlerweile in Deutschland häufig gefunden worden. Außerdem wurden *Calyptralegnia achlyoides*, *Geolegnia inflata* und *Geolegnia septisporangia* 1935 vom Verfasser bei Bremen gefunden, *Geolegnia inflata* auch von RICHTER (1937) bei Marburg. Über die anderen Pilze in Europa berichteten FORBES und IVIMEY-COOK von England, und zwar von *Calyptralegnia achlyoides* und *Brevilegnia diclina*. Über die anderen Pilze wird hier wohl erstmalig aus Deutschland und auch Europa berichtet.

Die Reinkulturen der beschriebenen Pilze zeigten, daß der vollständige Ablauf der Entwicklung einer Kultur bis zur Erschöpfung des Mycels länger dauert als z. B. bei manchen der aquatischen Saprolegniaarten; daß darum eine deutlichere Gliederung des Gesamtzyklus durch die zweite und dritte Lebensphase, der Sporulation und der Sexualität, auftritt. Dadurch werden die Systematik und auch für ökologische Verhältnisse Vergleichsdaten gegeben, die hier u. a. zur Errichtung der neuen Gattung *Aplanopsis* und zur Unterscheidung der drei verschiedenen Standortrassen von *Brevilegnia diclina* geführt haben.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Höhnk, Institut für Meeresforschung, Bremerhaven-G.

Literaturverzeichnis

- PINIS, A., 1929. Untersuchungen etc. Acta Horti Bot. Univ. Sep. Latviensis 4
COKER, W. C., 1927. Other watermolds from the soil. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 42: 207—226, pls. 27—36.
COKER, W. C. and H. H. BRAXTON, 1926. New watermolds from the soil. Journ. El. Mitch. Sci. Soc. 42: 139—147, pls. 10—15.
COKER, W. C. and J. N. COUCH, 1920. A new species of *Achlya*. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 36: 100.

- COKER, W. C. and J. N. COUCH, 1924. A new species of *Thraustotheca*. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 39: 112—115, pl. 8.
- COKER, W. C. and J. N. COUCH, 1924. Revision of the genus *Thraustotheca* with a description of a new species. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 40: 197—201, pls. 38—40.
- COKER, W. C. and O. W. HYMAN, 1912. *Thraustotheca clavata*. Mycologia 87—90, pl. 63.
- COOPER, G. O., 1929. Cytological studies on the sporangium development and gametogenesis in *Brevilegnia diclina* HARVEY. Trans. Wisc. Acad. Sci. 4: 309—322, 3 pls.
- COUCH, J. N., 1927. Some new water fungi from the soil, with observations on spore formation. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 42: 227—242, 7 pls.
- COUCH, J. N., 1931. Observations on some species of water molds connecting *Achlya* and *Dictyuchus*. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 46: 225—230, pl. 15.
- FORBES, E. J., 1935. Observations on some British water molds. (*Saprolegnia* and *Blastocladias*). Trans. Brit. Mycol. Soc. 19: 221—239, 2 pls. Abstr. Biol. Abstr. 9 (9): entry 1935.
- GAUMANN, E., 1949. Die Pilze, Basel.
- HARVEY, J. V., 1925. A study of the water molds and *Pythium* occurring in the soils of Chapel Hill. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 41: 151.
- HARVEY, J. V., 1927. *Brevilegnia diclina* n. sp. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 42: 243—246, pls. 54—55.
- HARVEY, J. V., 1928. A new species of water mold from Wisconsin. Proc. Okla. Acad. Sci. 7: 136.
- HARVEY, J. V., 1928. A survey of water molds occurring in the soils of Wisconsin as studied during the summer of 1926. Trans. Wisc. Acad. Sci. 23: 551—561, pls. 4—7.
- HARVEY, J. V., 1928. A survey of water molds occurring in the soils of North Carolina, Wisconsin and Oklahoma. Proc. Okla. Acad. Sci. 7: 135.
- HARVEY, J. V., 1930. A taxonomic and morphological study of some members of the *Saprolegniaceae*. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 45: 319—332, 2 pls.
- HOHNK, W., 1935. *Monoblepharidales* und *Saprolegniales* aus der Umgebung Bremen etc. Abh. Nat. Ver. Bremen, 29: 207—237.
- HUMPHREY, J. E., 1892. The *Saprolegniaceae* of the United States with notes on other species. Trans. Am. Phil. Soc. 17: 63—148, pls. 14—20.
- JVIMEY-COOK, W. R. and E. J. FORBES, 1933. Investigations in aquatic fungi. Nature, 132: 641—642.
- JVIMEY-COOK, W. R. and E. MORGAN, 1934. Some observations on the *Saprolegniaceae* of the soils of Wales. Journ. Bot. 72: 345—349.
- JVIMEY-COOK, W. R., 1936. Fungi of Glamorgan (Phycomycetes). Glamorgan County History 1: 641—642.
- RAPER, K. B., 1928. Studies on the frequency of water molds in the soil. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 44: 133.
- RICHTER, W., 1937. Vorarbeiten zu einer *Saprolegniaceenflora* von Marburg. Flora 131: 227—261.
- SCHRADER, E. Die Entwicklung von *Thraustotheca clavata*. Flora, N.F. 3: 125—150.
- SHANOR, L. Observations on the development and cytology of the sexual organs of *Thraustotheca clavata* (DE BARY) HUMPH. Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc. 5: 119—135.
- WESTON, W. H., 1918. The development of *Thraustotheca clavata*, a peculiar water mold. Ann. Bot. 32: 155—173.

Beiträge zur Hydrographie der Wesermündung

I. Teil

Von Hans Lüneburg

Mit 3 Abbildungen und 8 Tafeln

Zweck der Untersuchungen

In früheren Jahrzehnten betätigten sich die Meeresforscher aller Richtungen in erster Linie in den Weiten der damals noch unbekannten Ozeane, später intensiver auf den Fangplätzen unserer Fischereifahrzeuge, und erst in jüngerer Zeit sind zu diesen permanenten Themen die oft äußerst verwickelten Probleme unserer Küstengewässer hinzugekommen. Zu den Küstengewässern wollen wir hier nicht so sehr die tide- und wattfreie Ostsee rechnen, in der, von den Flußmündungen und Haffen abgesehen, der Meerescharakter im allgemeinen bis zum Strande reicht, als vielmehr den salzfreien ebenen Küstensaum der Nordsee zwischen der Rheinmündung und der dänischen Westküste. Landwärts werden diese Küstengewässer meistens von der Marschenkante (Grodenkante) und nur gelegentlich von niedrigem Geestrand begrenzt, seewärts aber von einem Saum langgestreckter Düneninseln, der streckenweise beträchtliche Lücken aufweist, wie z. B. vor den großen Flußmündungen der Ems, Weser und Elbe und an der Westküste Schleswig-Holsteins. — In dem erwähnten Bereich treten keine zusammenhängenden Wassermassen oder -körper auf, die durch weitflächig gleichbleibende physikalisch-chemische und biologische Faktoren gekennzeichnet sind. Hier finden vielmehr ein unausgesetzter Austausch und eine ständige Durchmischung der Wässer statt, hervorgerufen durch die häufig stark bis stürmisch wehenden Winde im Verein mit der geringen Wassertiefe von oft nur wenigen Metern, sowie durch die intensiven Gezeitenströme, die durch die engen Öffnungen zwischen den Inseln und in den weiten Strommündungen hin- und herfließen, und zwar mit einer Geschwindigkeit von durchschnittlich 3—4 Seemeilen pro Stunde und einem Tidenhub von gleichzeitig 3—4 m (Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasserniveau). Zur Steigerung dieses Durcheinanders dringen dann noch beträchtliche Mengen salzfreien Oberwassers aus den erwähnten Strömen in den Küstenraum ein und tragen dazu bei, daß selbst der Fachmann sich nur nach langem Studium einigermaßen in dem Chaos dieser Misch- oder Brackwässer auskennt.

Die Schwierigkeiten und die Fülle der Probleme, im Brackwasser generell und in den Nordseewatten speziell, mögen aus dem oben Gesagten ohne weiteres hervorgehen. Um so reizvoller ist es natürlich für den Hydrographen und den Hydrobiologen, sich gerade diesem Grenzgebiet des Welt-

meeres zuzuwenden, zumal die Lösung solcher Fragen nicht nur von rein wissenschaftlichem Interesse ist, sondern auch von großer Bedeutung für die Küstenfischerei, den Küstenschutz, die Landgewinnung, sowie für die Seebäder. Von ganz besonderem Interesse ist die hydrographische Arbeit in den großen Flußmündungen für die dort tätigen Strombauunternehmungen, die Wasser- und Schifffahrtsämter etc. Für diese Stellen ist bei ihrer schwierigen Arbeit zur Tiefhaltung der Fahrwässer im Mündungsbereich, bei ihrem Kampf gegen die ewige Versandung und Verschlickung die Kenntnis der Strömungsverhältnisse, der Ausgestaltung von Ober- und Unterströmung, der Dichte, des Salzgehaltes und anderer chemischer Faktoren des Brackwasser, sowie des Gehaltes an Sinkstoffen von großer Bedeutung.

Die hydrographischen Verhältnisse der Wesermündung sind im Rahmen der gesamten Küstenforschung von ganz besonderem Interesse, weil sie die bedeutungsvolle Schifffahrtsstraße zu den großen Unterweserhäfen ausschlaggebend beeinflussen. Es kommt hinzu, daß die Wesermündung bisher weit weniger untersucht wurde als die Ems- oder gar Elbmündung. — Für den Verfasser liegt ein besonderer Reiz in der Untersuchung der Wesermündung, weil er aus früheren Jahren gut vertraut ist mit den hydrographischen Verhältnissen der Elbmündung und der Geestemündung; die Geeste ist ein kleiner Nebenfluß der Unterweser bei Bremerhaven.¹⁾

Es sei noch bemerkt, daß die hier niedergelegten Ergebnisse aus dem Jahre 1948 stammen und lediglich eine kürzere Vorarbeit darstellen, die nur einen ersten Einblick geben kann. Sie gab den Anlaß, in den folgenden Jahren und zur Zeit die Untersuchungen auf breiter Basis im Mündungsraum der Weser und an den benachbarten Watten aufzunehmen. Die entsprechenden Ergebnisse werden in weiteren Teilberichten in den kommenden Jahren veröffentlicht. Bei allen vergangenen und laufenden Arbeiten werden wir in großzügiger Weise mit Rat und Tat vom Wasser- und Schifffahrtsamt in Bremerhaven unterstützt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle Herrn Oberbaurat Dormann, den Leiter des erwähnten Amtes, sowie seinen Mitarbeitern den herzlichsten Dank für ihr stetes Verständnis und ihre Hilfe zum Ausdruck zu bringen, ohne die wir nur einen kleinen Teil unserer Ergebnisse erreicht hätten. Der gleiche Dank gebührt der Bremer Wasserschutzpolizei und deren Leiter, Herrn Polizeirat Wendelken, der uns ebenfalls jederzeit seinen Schiffspark zur Verfügung stellte.

Die topographischen Verhältnisse in der Wesermündung

Ehe wir uns eingehend mit den Untersuchungen aus dem Jahre 1948 und deren Ergebnissen befassen, ist eine Betrachtung der Topographie und der Tiefenverhältnisse der Wesermündung unerlässlich, da sie einen weitreichenden Einfluß auf die hydrographischen Vorgänge in unserem Gebiet

¹⁾ LUNEBURG, Hans, „Hydrochemische Untersuchungen in der Elbmündung“ : Archiv der Deutschen Seewarte, Bd. 59, Nr. 5, Hamburg 1939. LUNEBURG, Hans, „Die Geeste als Vorfluter“ in: Deutsche Geographische Blätter, Bd. 45, Heft 3, Bremen 1949. — Siehe auch Literaturhinweis am Schluß! (S. 114)

aben. — Unter der Wesermündung sei in dieser Arbeit der Bereich zwischen dem ersten Auftreten von Seesalz bei Nordenham oder etwas südlicher und dem reinen, von Westen heranströmenden Seewasser von 30 ‰ und mehr beim Roten-Sand verstanden. Der Leuchtturm „Roter-Sand“ liegt allgemein schon im Bereich des salzigen „Westwassers“. Da der Verlauf der Weser durch die Abraumsalze Mitteldeutschlands (besonders aus der russischen Zone an der Werra) bereits von sich aus einen Salzgehalt von etwa 0,5 bis 0,7 ‰ aufweist, läßt sich das beginnende Seesalz erst bei etwa 0,8 ‰ einwandfrei feststellen. Dieser Punkt pendelt in Abhängigkeit von Oberwasser und Tide hin und her, liegt aber im Mittel in der Gegend von Nordenham. Zusammenfassend läßt sich nochmals feststellen, daß wir unter der Wesermündung den Teil des Flußlaufes verstehen wollen, der weder vom Oberwasser noch vom Seewasser erfüllt ist, sondern nur von Brackwässern verschiedenster Konzentration, und das entspricht der Strecke von etwa Nordenham bis Roter-Sand (s. Übersichtskarte am Schluß des Heftes). An den Seiten wird das Untersuchungsgebiet zwischen Nordenham und Bremerhaven von den Stromufern begrenzt, unterhalb Bremerhavens dann von der Seekartennulllinie, also der Linie, die im Niveau des mittleren Springniedrigwassers liegt, und die identisch ist mit der Grenze der Watten. Nach See hin, in der Nähe des Roten-Sandes, fällt auch diese Seitenbegrenzung fort und wird am besten durch die 5-m-Tiefenlinie ersetzt. Die so definierte Umgrenzung des Mündungsrumes der Weser ist natürlich nicht zu streng zu nehmen, da die Übergänge, sowohl nach Land und nach See zu, als auch seitlich nach den Watten hin, recht fließend sind und nach allen Richtungen ein Austausch besteht.

In dem so geschilderten Raum fließt die Weser nach einer rechtwinkligen Kurve bei Bremerhaven fast gradlinig nach See in Richtung Nordwest ab. Dieser gerade Verlauf des Fahrwassers von Bremerhaven bis Roter-Sand mit einer Länge von etwa 50 km hat sich erst nach den bekannten Weserregulierungen der vergangenen Jahrzehnte herausgebildet, und man kann jetzt geradezu von einer gleichförmigen und weitgehend gleich tiefen Rinne oder einem Kanal sprechen, der auf kürzestem Wege Bremerhaven mit See verbindet. Die Sohle dieser Rinne liegt zwischen Bremerhaven und Leuchtturm „Hoher-Weg“ bei etwa 12—15 m unter Seekartennull (S. K. N.) und von dort bis Roter-Sand bei etwa 18—20 m unter S. K. N. Querab der Vogelschutzinsel Mellum, mitten im Fahrwasser, liegt eine größere Senke von über 20 m unter S. K. N. Die Breite der Rinne beträgt bei Nordenham und Bremerhaven und bis Hoher-Weg hinaus im Durchschnitt etwa $\frac{1}{2}$ bis höchstens 1 km, um dann hinter Hoher-Weg plötzlich auf 2—3 km anzunehmen. Kurz vor dem Einmünden in die offene See teilt sich der Strom nochmals durch die Einbettung des Roten-Sand-Grundes mit geringsten Tiefen von 3—4 m unter S. K. N. Der westliche Arm heißt hier „Weserfahrt“, der östliche hingegen „Alte Weser“. Die Weserfahrt ist, wie wir noch sehen werden, für das Eindringen von Seewasser von großer Bedeutung. Jenseits des Roten-Sandes fällt dann der Grund ganz allgemein

auf 20 m und mehr Tiefe ab. — Vor der Regulierung verlief die Außenweser kurvenreicher und floß vor allem in großem Bogen östlich der Robbenplate herum durch den sogen. Wurster Arm und das Dwars Gat, die zu Ende des vorigen Jahrhunderts das Hauptfahrwasser bildeten, jetzt aber durch die Strombauten und Verschüttungen von Bremerhavener Baggergräben stärker versandet sind und höchstens noch eine Durchschnittstiefe von 3—5 m unter S. K. N. aufweisen. Durch diese Nebenrinne fließt nur noch verhältnismäßig wenig Brackwasser nach Nordwest über die Gründe der südwestlichen Wurster Wattes ab (Meyers Legde, Eversand etc.), zumal der Stromarm auf der Höhe von Wremen durch eine fast 5 km lange Steinbuhne am Süden der Robbenplate weitgehend abgeriegelt ist. Eine ähnliche Buhne schützt das Hauptfahrwasser westlich der Robbenplate vor Versandungen aus dem Fedderwarder Priel. Der Wurster Arm wird heute nur noch von der Kleinschiffahrt auf ihrem Wege zur Unterelbe durch den sogen. Wattfahrt im Wurster Watt benutzt.

Die Beschaffenheit der Sohle der Wesermündung ist auf der ganzen Strecke von Nordenham bis See fast rein sandig, von einzelnen festen Schlickbarren vor den Bremerhavener Häfen abgesehen. Dieser Sand ist wahrscheinlich durch die Westwindtrift langsam in den Weserschlauch eingewandert. — Die benachbarten Wattens auf der Westseite des Fahrwassers bis hinaus nach Hoher-Weg und Mellum sind ebenfalls alle recht sandig abgesehen von der Nähe der Butjadinger Küste. Im Gegensatz dazu sind die auf der rechten Fahrwasserseite gelegenen Wurster Wattens bis fast zum Dorumer Tief hinauf von Schlick und Schlicksand bedeckt, der wahrscheinlich aus dem Weserstrom dorthin geschafft wird. Auf der rechten Seite wird das Watt erst bei Eversand, Knechtsand und Tegeler Plate ausgesprochen sandig, also erst in beträchtlichem Abstand von der Küste. Die schon erwähnte Robbenplate zwischen dem neuen und alten Fahrwasser ist auch größtenteils rein sandig. — Auf der Westseite des neuen Fahrwassers mündet in nordöstlicher Richtung eine Reihe großer Prielsysteme, wie der Fedderwarder Priel und die zahlreichen Läufe oberhalb und unterhalb des Hohe-Weg-Leuchtturmes, die von gewisser Bedeutung für die Hydrographie der Wesermündung sind. — Die eben erwähnte Bodenbeschaffenheit der benachbarten Wattens ist übrigens nicht zufälliger Natur, sondern in der Verteilung der Wassermassen der Wesermündung begründet, da ja ein ständiger Austausch zwischen dem Strom und den seitlichen Wattens besteht, der, über die hier zitierten Arbeiten hinaus, zurzeit noch intensiv vom Institut für Meeresforschung untersucht wird.

In der hier ausführlich geschilderten Mündungsrinne wird im Durchschnitt, mit der Tide hin- und herpendelnd, eine Oberwassermenge von einigen tausend cbm pro Sekunde (von extremen Jahren wird abgesehen) mit Seewasser aufgemischt und, brackig geworden, nach Nordwest über die Norder-Gründe zur See geführt.

Die topographische Betrachtung zusammenfassend, sei festgestellt, daß der Hauptwassertransport und der ganze Austausch zwischen Fluß und

See in einer höchstens 50—60 km langen, 10 bis höchstens 20 m tiefen und 1 bis höchstens 3 oder 4 km breiten, nach Nordwest sich erstreckenden Rinne mit relativ großer Stromgeschwindigkeit erfolgt (um 3—4 Seemeilen pro Stunde variierend). Diese Rinne besteht aus einem oberen, schmäleren und flacheren Teil zwischen Nordenham und etwa Robbenplate und einem unteren, breiteren und tieferen Teil, der bei Roter-Sand allmählich in die offene See übergeht. Auf Grund der hier wiedergegebenen Verhältnisse scheint es angebracht, die Wesermündung rein topographisch in drei Abschnitte aufzuteilen:

1. Die kurze Strecke oberhalb Bremerhavens bis Nordenham,
2. die schmale aber lange Strecke von Bremerhaven bis etwa Robbenplate, und
3. die breite Schlußstrecke von dort bis See.

Ab Hoher-Weg seawärts beginnt übrigens auch bei Schlechtwetter die starke Einwirkung schwerer See aus Nordwest.

Witterungs- und Oberwasserverhältnisse im Beobachtungsjahr

Zum richtigen Verständnis der Intensität des vordringenden Seewassers einerseits und des Brackwasserabflusses andererseits ist eine Betrachtung der im Beobachtungsjahr vorherrschenden Windrichtung und -stärke in der Wesermündung unerlässlich, wie überhaupt die Verteilung der Wasserkörper in flachen Küstenstrichen, von den Gezeitenerscheinungen abgesehen, weitgehend eine Funktion der Windverhältnisse ist. — Im Gegensatz zu dem sehr heißen und trockenen, von östlichen Winden beherrschten Sommer 1947 (dem ein ebenso kalter und trockener Winter voranging) war das ganze Jahr 1948 durch eine feuchte Westwindlage charakterisiert, die in den letzten Jahrzehnten, von Ausnahmen abgesehen, so typisch für unsere Küstengewässer geworden ist und mit der generellen Steigerung der atlantischen Luftzirkulation zusammenhängt. Eine derartige Wetterlage hat feuchtmilde Winter und feuchtkalte Sommer an der Küste zur Folge mit meist reger Luftbewegung aus südwestlicher Richtung, die das einströmende Weserwasser geringeren Salzgehaltes auf die rechte Fahrwasserseite über die Wurster Watten und die Norder-Gründe hinweg nach Osten drängt, während andererseits bei solchen Windverhältnissen durch die feuchte Weserfahrt und die Hohe-Weg-Rinne salzigeres Nordseewasser aus der Gegend nördlich der ostfriesischen Inseln in den Mündungsschlauch eindringen kann. Durch das starke Einströmen des „Westwassers“ vergrößern sich die Gegensätze der beiden Hauptwasserkörper im Gebiet der Wesermündung, und so kann sich, gerade bei westlichen Winden, eine recht scharfe Grenzschicht zwischen beiden Wasserarten herausbilden.

Nach Angaben des „Meteorologischen Amtes für Nordwestdeutschland“ in Hamburg herrschten im Mittel der einzelnen Monate des Jahres 1948

folgende Windrichtungen und -stärken an dem für die ganze Wesermündung repräsentativen Punkt des Hohen-Weg-Leuchtturmes:

Monat im Jahr 1948	Häufigste Windrichtung	Häufigste Windstärke in Beaufort
Januar	Süd bis Südwest	4 bis 5
Erste Hälfte Februar	Südwest bis West	5
Zweite Hälfte Februar	Ost	5
März	Südwest bis West	3 bis 4
April	Süd bis Südwest	3 bis 4
Mai	Nordwest bis Nordost	3 bis 4
Juni	Süd bis West	3 bis 4
Juli	Südwest bis Nordwest	3 bis 4
August	Süd bis West	3
September	Süd bis West	3
Oktober	Süd bis West	2 bis 4
November	Süd bis West	4
Dezember	Südost bis Südwest	2 bis 4

Aus der vorstehenden Übersicht geht eindeutig hervor, wie einseitig die Wetterverhältnisse hier an der Nordseeküste ausgebildet sind, und daß von wenigen Kaltlufteinbrüchen aus Ost oder Nord im Winter und Frühjahr abgesehen, am häufigsten mäßige bis frische Winde aus südlicher bis westlicher Richtung auftreten, die natürlich weitgehend die Verteilung der Wasserkörper in der Wesermündung beeinflussen.

Abgesehen von Wind und Wetter üben aber auch die aus dem Binnenland herangeführten Oberwassermassen einen gewissen Einfluß auf die hydrographischen Verhältnisse in der Mündung aus, wenn auch hauptsächlich nur im oberen engen Schlauch bei Bremerhaven. In der tiefen und breiten Rinne unterhalb Robbenplate spielt das schon stark aufgemischte Brackwasser nicht mehr die große Rolle, zumal es über die nördlichen Watten und Sände abwandert (häufigste Windrichtung und Wirkung der Erdrotation!). — Den Betrachtungen des Jahres 1948 legen wir die Oberwassermengen in cbm/sec zugrunde, wie sie am Pegel „Baden“ oberhalb der Tideglocke in Bremen gemessen wurden. Die tatsächlich in der Wesermündung bei Bremerhaven seewärts fließenden Wassermengen sind mindestens zehnmal so groß, wie die bei Baden gemessenen. Das hat einmal seine Ursache in dem Zufluß weiterer Wassermassen aus der Lesum, der Hunte u. a. Nebenflüssen der Unterweser, sowie vor allem darin, daß das oberflächlich abfließende Wasser bei Bremerhaven vom Grunde her mit dem am Boden als Dichtegefällestrom eindringenden salzigeren Wasser schon so stark aufgemischt wurde, daß die ursprüngliche Oberwassermenge von Baden nur den geringeren Teil ausmacht (ca. 10 %).

Nach langjähriger Beobachtung steht fest, daß die Weser das meiste Oberwasser im Spätwinter oder Vorfrühling führt, daß diese Menge im Sommer um ein mehrfaches absinkt, und daß schließlich das Minimum im September/Oktober, also im Herbst, erreicht wird. Entsprechend liegen die salzigeren Wassermassen der Wesermündung, wie es durch die

igen Feststellungen erhärtet wurde, im Vorfrühling bis zu 10 km und mehr seewärts verschoben als im Herbst. — Während, wie schon oben erwähnt, das Jahr 1947 anomal niederschlagsarm war, zeichnete sich das folgende Jahr durch starke Niederschlagsmengen aus. Infolgedessen lag das Jahresmittel der Oberwassermengen bei Bremen 1948 mit fast 300 cbm pro sec etwas über dem Durchschnitt von etwa 270 cbm pro sec. — Im allgemeinen erreichte, nach Angaben der Wasser- und Schifffahrtsdirektion Bremen, die mittlere monatliche Oberwassermenge am Pegel „Baden“ oberhalb Bremens folgende Werte, ausgedrückt in cbm pro sec:

Januar	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
970!	800	330	270	160	120	260	160	140	110!	130	110

Die Januar- und Februarmengen sind ungewöhnlich hoch. Im Anschluß an den trockenen Sommer 1947 traten im Spätherbst desselben Jahres und im Winter 1948 außerordentliche Niederschlagsmengen auf, und zwar so unvermittelt, daß in dem erwähnten Winter das große Weserwehr (Tidewehr) bei Bremen völlig zerstört wurde! Die späteren Oberwassermengen, besonders die bis in den Winter 1948/49 sich ausdehnenden Minimumswerte entsprechen dann etwa den normalen Verhältnissen. Ein sekundäres Maximum zeigte sich noch im Juli 1948.

Lage der Stationen, Anzahl der Fahrten, der Proben usw.

Die im Durchschnitt meistens einmal monatlich durchgeführten Reisen mit dem Wachschiff der Bremer Wasserschutzpolizei führten uns an gleichbleibende und immer wieder aufgesuchte Terminstationen in der Wesermündung, deren Position nicht immer exakt innegehalten werden konnte, da Wind und Wetter uns häufig zwangen, von der gewünschten Lage etwas abzuweichen. Dennoch gelang es, die Positionen in einem Umkreis von etwa 300 m innezuhalten. — Im äußeren Mündungsgebiet, d. h. zwischen dem Nordende der Robbenplate, oberhalb Hoher-Weg-Leuchtturm, und dem Anfang der sogen. Weserfahrt, oberhalb Roter-Sand, konnten fünf Terminstationen und im inneren Teil der Wesermündung, dem engen Schlauch oberhalb Robbenplate bis Bremerhaven, drei Terminstationen aufgesucht werden. Die Stationen sind, von See her, laufend numeriert und haben in der äußeren Mündung, kurz „Mellumgebiet“ genannt, einen Abstand von 3 Seemeilen (3—5 km), in der inneren Mündung, kurz „Langlütjengebiet“ genannt, einen Abstand von etwa 4 Seemeilen (6—7 km). Alle fünf Außenstationen liegen westlich der Fahrwassermitte im Bereich des einströmenden Seewassers. — Genaue Einzelheiten ergeben sich aus der beigefügten Übersichtskarte und der nachfolgenden Zusammenstellung.

Liste der acht Terminstationen in der Wesermündung:

Station 1: ca. 53° 48,0' Nord und 08° 07,5' Ost, ca. 5 km oberhalb Roter-Sand und östlich des Minsener Sandes, am Oberende der Weserfahrt auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 18 m unter S. K. N.

- Station 2: ca. $53^{\circ} 45,5'$ Nord und $08^{\circ} 11,5'$ Ost, ca. 5 km oberhalb Station 1 und nordöstlich der Insel Mellum auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 18 m unter S. K. N.
- Station 3: ca. $53^{\circ} 44,0'$ Nord und $08^{\circ} 14,5'$ Ost, ca. 3,5 km oberhalb Station 2 und nördlich des Hoher-Weg-Leuchtturmes, in der sogenannten Hoher-Weg-Rinne auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 18 m unter S. K. N.
- Station 4: ca. $53^{\circ} 43,0'$ Nord und $08^{\circ} 17,0'$ Ost, ca. 2,5 km oberhalb Station 3 und östlich des Hoher-Weg-Leuchtturmes in der Hoher-Weg-Rinne auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 12 m unter S. K. N.
- Station 5: ca. $53^{\circ} 42,0'$ Nord und $08^{\circ} 20,0'$ Ost, ca. 3,5 km oberhalb Station 4 und querab Nordende Robbenplate am oberen Ende der Hoher-Weg-Rinne auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 12 m unter S. K. N.
- Station 6: ca. $53^{\circ} 38,5'$ Nord und $08^{\circ} 25,0'$ Ost, ca. 8 km oberhalb Station 5 im oberen schmalen Teil der Wesermündung am Südende der Robbenplate im Wremer Loch auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 12 m unter S. K. N.
- Station 7: ca. $53^{\circ} 36,5'$ Nord und $08^{\circ} 29,5'$ Ost, ca. 6 km oberhalb Station 6 und querab des sog. Insmer Ochsenturmes auf einer Wassertiefe von ca. 12 m unter S. K. N.
- Station 8: ca. $53^{\circ} 33,5'$ Nord und $08^{\circ} 33,0'$ Ost, ca. 6 km oberhalb Station 7 und querab der „Columbuspier“ in Bremerhaven auf einer mittleren Wassertiefe von ca. 12 m unter S. K. N.

Auf Grund der Tatsache, daß uns ein eigenes Untersuchungsfahrzeug im Jahre 1948 nicht zur Verfügung stand, war es leider nicht möglich, die aufgeführten Stationen so oft aufzusuchen, wie es im Interesse einer kontinuierlichen Beobachtung vielleicht wünschenswert gewesen wäre. So war es uns nur möglich, etwa einmal monatlich Vertikalserien in der Wesermündung durchzuführen, wobei wir das Schwergewicht auf den äußeren Teil unterhalb Robbenplate legten. Diese von uns mit „Mellumgebiet“ bezeichnete Strecke wurde ziemlich regelmäßig, und zwar insgesamt achtmal aufgesucht, während der „Langlütjengebiet“ benannte innere Teil insgesamt nur viermal befahren werden konnte. Die Reisen zu den Stationen 1 bis 5 wurden an den nachfolgenden Tagen unternommen:

- | | | |
|--------|--------|------------|
| Am 20. | 1. 48 | über Ebbe, |
| am 13. | 2. 48 | über Flut, |
| am 18. | 2. 48 | über Ebbe, |
| am 7. | 4. 48 | über Flut, |
| am 26. | 5. 48 | über Ebbe, |
| am 14. | 6. 48 | über Ebbe, |
| am 25. | 8. 48 | über Ebbe, |
| am 2. | 11. 48 | über Flut. |

Wenn hierbei auch nicht alle Monate gleichmäßig erfaßt wurden, so liegen doch stets eine bis drei Reisen in den Hauptjahreszeiten.

Die Fahrten zu den Stationen 6 bis 8 konnten leider nur viermal, und zwar an folgenden Tagen, erfolgen:

Am 28. 4. 48 über Flut,
am 5. 5. 48 über Flut,
am 14. 7. 48 über Ebbe,
am 19. 10. 48 über Flut.

Es sei an dieser Stelle nochmals betont, daß die relativ wenigen Untersuchungen des Jahres 1948 lediglich dazu dienen sollten, einen ersten aufschlußreichen Einblick in die komplizierten Verhältnisse der Wesermündung zu geben, und daß in den folgenden Jahren intensivere Untersuchungen anliefen, die zurzeit noch andauern und zu einem späteren Termin veröffentlicht werden.

Das fragliche Untersuchungsgebiet wurde mit dem Dampfer möglichst in Niedrigwasser oder Hochwasser aufgesucht, um eine Verschiebung des gewonnenen Bildes durch Gezeitenströmungen weitgehendst auszuschalten. Wenn nicht immer war ein hinreichend gleichzeitiges Schöpfen der Proben durchführbar. Es gelang stets, die drei bis fünf von einer Reise anfallenden Vertikalserien im Verlauf von 1—2 Stunden zu gewinnen. In einem Gewässer mit starker Gezeitenströmung ist es absolut unerlässlich, daß alle Stationen längs des Fahrwassers etwa gleichzeitig oder zur gleichen Tideunde geschöpft werden, da sonst in der späteren Darstellung Verzerrungen auftreten.

Die Gewinnung der Vertikalproben ging wie folgt vor sich: Bei treibendem Schiff wurde zunächst die Oberflächenprobe aus den oberen 5 cm mit einem Eimer geschöpft, und gleichzeitig ging der bekannte vertikale Pettersson-Wasserschöpfer in das gewünschte Niveau, das bei 5 m, 10 m und 15 m Tiefe, sowie einen Meter über der Sohle lag. Abdriftwinkel waren infolge des treibenden Schiffes nicht vorhanden. — Nach dem Schöpfen wurde an Ort und Stelle die Temperatur der Proben bestimmt, die anschließend im Labor an Land auf Gesamtseesalz in Promille (Gramm Seesalz / Kilo Seewasser), auf den Gehalt an Sinkstoffen in mg/l (praktisch identisch mit der optischen Trübe) und schließlich noch auf den Gehalt an Nitritstickstoff (salpetrige Säure) in Gamma/l analysiert wurden.

Die drei erwähnten Faktoren wurden aus folgenden Erwägungen heraus gewählt:

1. Der Salzgehalt ist bei jeder Seewasseruntersuchung als primärer verlässiger Indikator für die jeweilige Wasserart unentbehrlich. So zeigen seine Isolinien u. a. dem Betrachter die Bewegungsrichtung des betreffenden Wasserkörpers an.

2. Die Trübung oder, was praktisch dasselbe ist, die Sinkstoffe sind in allen Brackwasseraestuaren von großer Bedeutung, da sie oft, wie auch in der Weser, in starker Konzentration auftreten und zu nachteiligen Verschlickungen führen können. In solchen Gebieten ist es für den Strom-

bauer äußerst wissenswert, Einzelheiten, gerade über die Verteilung dieser Sinkstoffe, zu erfahren (Lüneburg 1. c.).

3. Der Gehalt an salpetriger Säure (Nitritgehalt) interessiert aus zwei Gründen; einmal strömen aus den Unterweserstädten und insbesondere aus der als Vorfluter stark belasteten Geeste in Bremerhaven (in unmittelbarer Nähe des Untersuchungsgebietes) größere Abwassermengen nach See zu, und es wurde vermutet, daß diese sich irgendwo noch im Mündungsraum geltend machen würden. Diese Frage interessiert besonders im Zusammenhang mit hygienischen Betrachtungen des Badelebens in der Wesermündung, sowie mit der örtlichen Krabbenfischerei (*Crangon vulgaris*). Zweitens treten in Brackwassergebieten, wie der Wesermündung, Zonen auf, in denen die stärker stenohalinen Lebewesen (vor allem Plankton) massenhaft eingehen. Diese Absterbezonen scheinen infolge des Eiweißabbaues gerade durch die Gegenwart salpetriger Säure besonders gut gekennzeichnet zu sein. Im übrigen hat das Herausgreifen des Nitrits als organischer Abbaufaktor seinen besonderen Grund darin, daß es sich 2—3 Tage unverändert *in vitro* hält. Es ist ein relativ einfach zu bestimmender Faktor, der eben den Vorteil besitzt, von allen derartigen Faktoren am stabilsten zu sein.

Die Auswertung der Ergebnisse erfolgt in gemittelten oder in einzelnen herausgegriffenen Isolinen-Darstellungen von Vertikalschnitten längs der Fahrwassers oder auch in Isoplethen-Darstellungen. Insgesamt wurden in der Beobachtungszeit

174 Temperaturbestimmungen,
173 Salzbestimmungen,
173 Sinkstoffbestimmungen,
160 Nitritbestimmungen gleich
680 Gesamtmessungen

durchgeführt.

Das der Veröffentlichung zugrunde liegende Tabellarium wird aus Gründen des Kostenersparnis nicht veröffentlicht, liegt aber jedem Interessenten im Institut für Meeresforschung Bremerhaven zur Einsicht aus.

Zur analytischen Methodik (Lüneburg 1. c.)

Im Zusammenhang mit der angewandten Methodik sollen hier lediglich die Bestimmungen der Trübung (den Sinkstoffen identisch) und des Nitrits (salpetrige Säure) erwähnt werden.

Unter Trübung wollen wir hier zunächst eine optische Größe verstehen, weil die Trübe des Wassers praktisch eine ihrer Masse proportionale Menge Licht absorbiert. Dieser Lichtschwund wird im Zeißschen Pulfrich-Photometer quantitativ als Prozentsatz des Lichtdurchlasses in klarem, destilliertem Wasser erfaßt. Die Messung erfolgt im praktischen monochromatischen Schottischen Farbfilterglas „S 75“, das nur ein Licht von ca. 750 μ durchläßt. Man verwendet dieses Rotfilter, um störende Gelbfärbungen, wie sie in Küstengewässern als humose Verbindungen etc. auftreten,

eten, zu eliminieren. In diesem Filter wird also hauptsächlich nur diejenige Trübung erfaßt, deren Teilchen von überkolloidaler Größenordnung sind. Diese Trübung ist, wie schon eingangs erwähnt, in unseren Flußmündungen praktisch identisch mit den Sinkstoffen, und zwar derart, daß die soeben definierte optische Einheit gleich einem mg/l ist. Diese Beziehung wurde in über hundert Einzeluntersuchungen ermittelt. — Die durch die Blende des Photometers abgelesenen Durchlässigkeitsprozente sind nicht den Sinkstoffkonzentrationen linear proportional. Die gewünschte Proportionalität erhält man erst nach Umrechnung der gemessenen Durchlässigkeitsprozente auf die sogen. Extinktionskoeffizienten, die mit monochromatischem Licht, nach dem Gesetz von Lambert-Beer, dem natürlichen Logarithmus des Quotienten der Ausgangsintensität durch die trübungsbedingte Endintensität entsprechen: $\log(I_0/I_t)$, wobei I_0 , die Anfangsintensität, in unserem Falle gleich 100 Prozent ist, während I_t die trübungsbedingte Intensität ist, die als Prozent der Anfangsintensität an der Endentrommel des Photometers abgelesen wird. Der so gewonnene Extinktionskoeffizient wurde von uns stets zur Vermeidung des umständlichen Dezimalbruches mit 1000 multipliziert. Nur für diesen tausendfachen Koeffizienten gilt die erwähnte Tatsache der Gleichheit mit den Sinkstoffen in mg/l! Diese Gleichung hat eine Toleranz von etwa 25 % für den Bereich von 0 bis 1 g/l, wobei bemerkt sei, daß wesentlich größere Werte als 1 g/l im Jahre 1948 nicht beobachtet wurden.

Auf Einzelheiten der Funktion des Pulfrich-Photometers kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur noch bemerkt, daß die Trübung nach gründlicher Aufwirbelung der Probe und spätestens innerhalb von 24 Stunden nach dem Schöpfen in einer 5-cm-Küvette gemessen wurde, um dann auf die Einheit der Schichtdicke, also 1 cm, umgerechnet zu werden. Bei besonders starken Trübungen wird gleich die 1-cm-Küvette genommen. — Die Fehlerbreite der Methode liegt bei etwa ± 5 mg/l.

Der optische Ausdruck für die Sinkstoffe kann manch wertvollen Hinweis geben auf die biologisch so wichtige Lichtdurchdringung des Wassers und dient gleichzeitig dem Hydrographen als aufschlußreicher Wasserqualitätsindikator. Andererseits weiß der auf die Praxis eingestellte Wasserbauingenieur mit den relativen Charakter tragenden Extinktionskoeffizienten nicht viel anzufangen. Ihn interessiert vielmehr die absolute Menge der im Wasser suspendierten Sinkstoffe, ausgedrückt in mg/l.

Ferner wurde während unserer Untersuchungen noch festgestellt, daß über 90 Gewichtsprozent der Sinkstoffe tatsächlich innerhalb weniger Stunden in der Flasche zu Boden sinken und nur wenige Gewichtsprozent in Schwebelösung bleiben. Man kann also wirklich mit gutem Gewissen Trübung und Sinkstoffe identisch setzen.

Auch der Gehalt an Nitritstickstoff (in Gamma pro Liter) wurde mit dem Zeißschen Pulfrich-Photometer bestimmt. Hierbei ist die Probe zuvor durch ein quantitatives Papierfilter von durchschnittlich einem μ Porenweite zu geben, das praktisch alle organische und anorganische Trü-

hung zurückhält und das Wasser optisch klar macht. Andererseits werden kolloide Humusverbindungen etc., wie sie auch im Wasser der Unterweser in größerer Konzentration vorkommen, durch das Filter gelassen. Zur Vermeidung einer störenden Überlagerung durch diese kolloide Gelbtönung wurde im Photometer nicht, wie üblich, gegen destilliertes Wasser, sondern gegen die filtrierte Probe selbst verglichen, wobei diese in genau derselben Weise behandelt wird wie die Originalprobe, nur daß das typische Nitritreagens (Indol) nicht hinzugesetzt wird.

Der Analysengang ist kurz folgender: 25 ccm des filtrierten Wassers werden in einem 100 ccm fassenden Erlenmeyerkolben mit 1 ccm Schwefelsäure (1 Vol.-Teil Schwefelsäure plus 2 Vol.-Teile Wasser) versetzt. Dann fügt man 0,05 ccm Indollösung hinzu (0,1 g Indol reinst von Merck auf 100 ccm 96prozentigen Äthylalkohol aufgefüllt). Diese Indollösung ist so lange brauchbar, wie sie nicht gelb oder trübe wird! Nach Schütteln läßt man 15 min stehen, füllt dann nach Vorspülen in eine 5 cm lange Küvette und kolorimetriert im Pulfrich-Photometer im monochromatischen Licht des Farbfilters S 53 (Glasfilter der Firma Schott und Gen.), das nur Licht von 530 $\mu\mu$ durchläßt. — Bei der Eichung der Methode stellten wir fest, daß 10 Gamma Nitrit-Stickstoff/Liter einem Extinktionswert von 0,038 entsprechen, unter der Voraussetzung der Anwendung der 5-cm-Küvette. Die Fehlerbreite der Methode beträgt ± 1 Gamma Nitrit-Stickstoff Liter.

Diskussion der Ergebnisse

Soweit es die schon eingangs erwähnte, durch das Fehlen eines eigenen Untersuchungsschiffes bedingte zeitliche Lückenhaftigkeit des Materials zuließ, wurden die Ergebnisse entweder in zusammenfassenden gemittelten Isoplethendarstellungen oder aber in besonders repräsentativen typischen Einzelkurven wiedergegeben. Somit war es nicht möglich, alle Jahreszeiten, alle Orte und alle Tide- und Oberwasserverhältnisse gleichmäßig zu erfassen. Dennoch können diese ersten Teilergebnisse, wie wir sehen werden, wertvolle Aufschlüsse über die noch weitgehend unbekannten natürlichen Verhältnisse in der Wesermündung geben und haben uns im Institut für Meeresforschung darüber hinaus wertvolle Hinweise verschafft, nach denen wir in den kommenden Jahren unsere eingehende Untersuchung dieses Teiles der Nordseeküste durchführen können.

Betrachten wir zunächst einmal in Abb. 1 vergleichend zwei sehr aufschlußreiche Vertikaluntersuchungen des Salzgehaltes und der Trübung die erstens zur oberwasserreichen Zeit im Februar und zweitens zur oberwasserarmen Zeit im August bei Stat. 2 gewonnen wurden: Die erste Vertikalserie (in der Abb. mit II gekennzeichnet) wurde am 18. 2. 48 durchgeführt zu einer Zeit, in der die Oberweser mit durchschnittlich 800 bis 900 cbm/sec am Pegel Baden bei Bremen beträchtliche Wassermassen heranzuführte. Die zweite Serie hingegen wurde am 25. 8. 48 bei einer entsprechenden durchschnittlichen Oberwassermenge von nur etwa 200 cbm/sec gewonnen (in der Abb. mit VIII gekennzeichnet). — Wie aus den Aufzeichnungen des Wasser- und

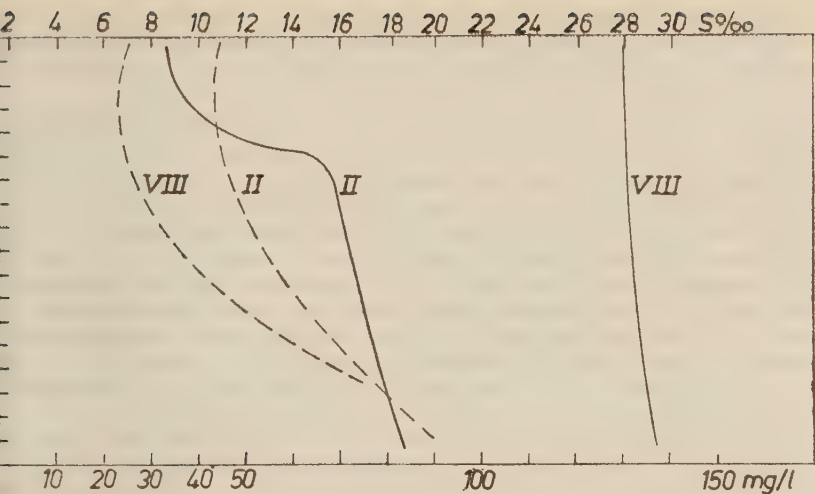


Abb. 1: Verteilung von Salzgehalt (—) und Trübung (---) bei Ebbitide nördlich Mellum bei Station 2 am 18. 2. 48 (II) und am 25. 8. 48 (VIII).

hiffahrtsamtes in Bremerhaven hervorgeht, ist die Oberwasserführung in anderen normalen Jahren grundsätzlich stets die gleiche. Da an beiden Beobachtungstagen nur schwache bis mäßige Winde wehten, stellen die in Abb. 1 wiedergegebenen Kurven II und VIII ein einigermaßen repräsentatives Bild der vertikalen Verteilung von Salz und Trübung oder Sinkstoffen in der Außenweser nördlich der Insel Mellum, und zwar zur Zeit der vorgeschrittenen Ebbe, dar. — Aus der Februar-Salzkurve geht eindeutig die früher auch schon in der Elbmündung beobachtete Tatsache hervor, daß sich in den Flußmündungen in der Vertikalen eine haline Sprungschicht entwickelt, deren horizontale Ausdehnung nicht nur mit der Tide mindestens zehn km stromauf und -abwärts pendelt, sondern weitgehend von der Oberwasserführung abhängt, die die Brackwasserzone in der Flußmündung nach eigenen Beobachtungen im Hochwinter bei Niedrigwasser bis in die Gegend des Roten-Sandes vortreiben kann, um im Sommer, zur oberwasserarmen Zeit, diese Zone bei Niedrigwasser bis zur Obbenplate zurückweichen zu lassen. — Entsprechend der weit nach See vorgeschobenen Lage der Station 2 ist die oberflächlich gering-salzige Brackwasserschicht im Februar mit 3 bis 5 m Mächtigkeit nicht sonderlich entwickelt. Die eigentliche Homohalinität des oberen Wasserkörpers erstreckt sich nur auf 3 bis 4 m und liegt mit nur 9 bis 11 ‰ Salz an der unteren Grenze des echten Brackwassers, während man ja in biologischer Hinsicht bei einem Salzgehalt von über 10 ‰ schon von einem marinen-salzkigen Mischgebiet sprechen kann. Der gesamte, unter der Sprungschicht liegende Wasserkörper zeigt im Februar mit 16 bis 19 ‰ Salz einen recht einheitlichen marinen Brackwassercharakter. — Die Trübung

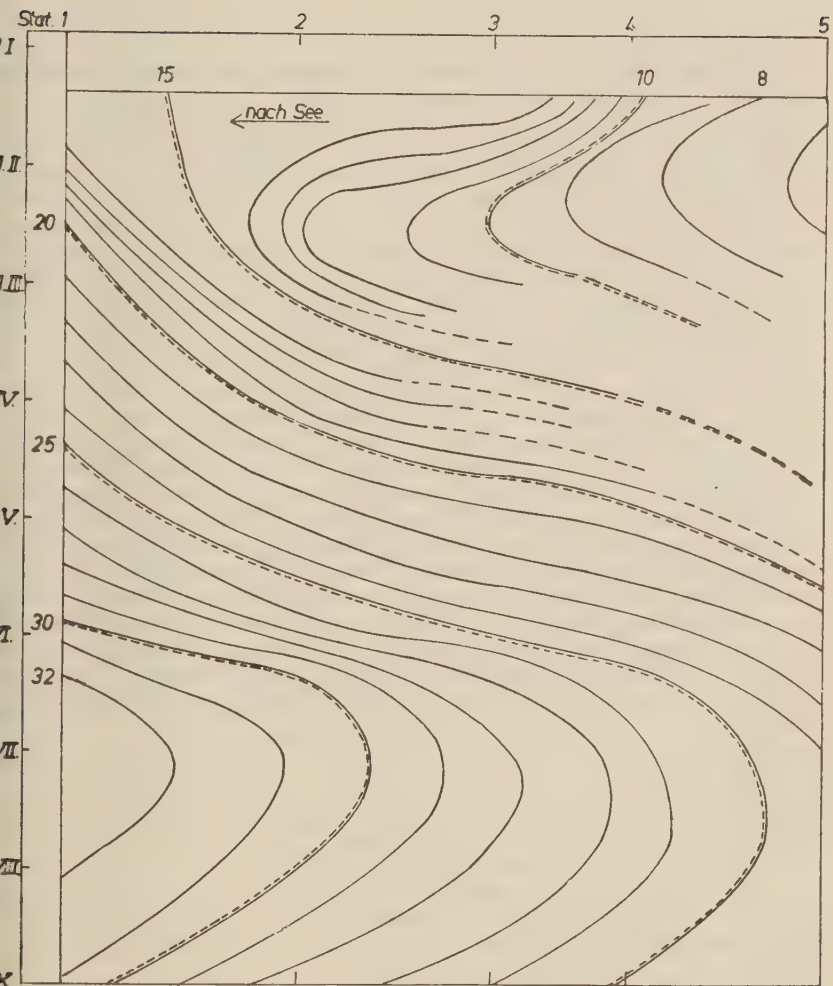
verläuft hier in der Außenweser im allgemeinen umgekehrt proportional zum Salzgehalt, und das Trübungszentrum liegt nach den Beobachtungen im Jahre 1948 und aus späterer Zeit wesentlich weiter stromaufwärts im sog. limnischen Gebiet des Brackwassers bei ca. 3—5 ‰ Salz.

Während wir in den Trübungszentren Sinkstoffkonzentrationen von einigen hundert bis tausend mg/l beobachten konnten, liegen hier, nördlich der Insel Mellum, die entsprechenden Werte nur bei 50 bis höchstens 100 mg/l in Bodennähe. — Im August sind die Verhältnisse hinsichtlich des Salzgehaltes grundsätzlich anders: Der flache Brackwasserkörper ist infolge fehlenden Oberwasserdruckes selbst zur Niedrigwasserzeit bei Mellum restlos verdrängt; eine Sprungschicht ist infolgedessen nicht mehr ausgebildet und der einheitliche Wasserkörper besteht aus reinem Nordseewasser von fast 30 ‰ Salz. Entsprechend hat die Trübung in den oberflächennahen Schichten noch weiter abgenommen und erreicht mit weniger als 30 mg/l ebenfalls nahezu reine Nordseewerte, während, durch die Tideströmung bedingt, in Bodennähe keine Abnahme der Sinkstoffwerte erfolgte.

Leider konnte dieses eindrucksvolle Bild der Ebbezeit nicht durch entsprechende sich ergänzende Serien zur Flutzeit vervollständigt werden.

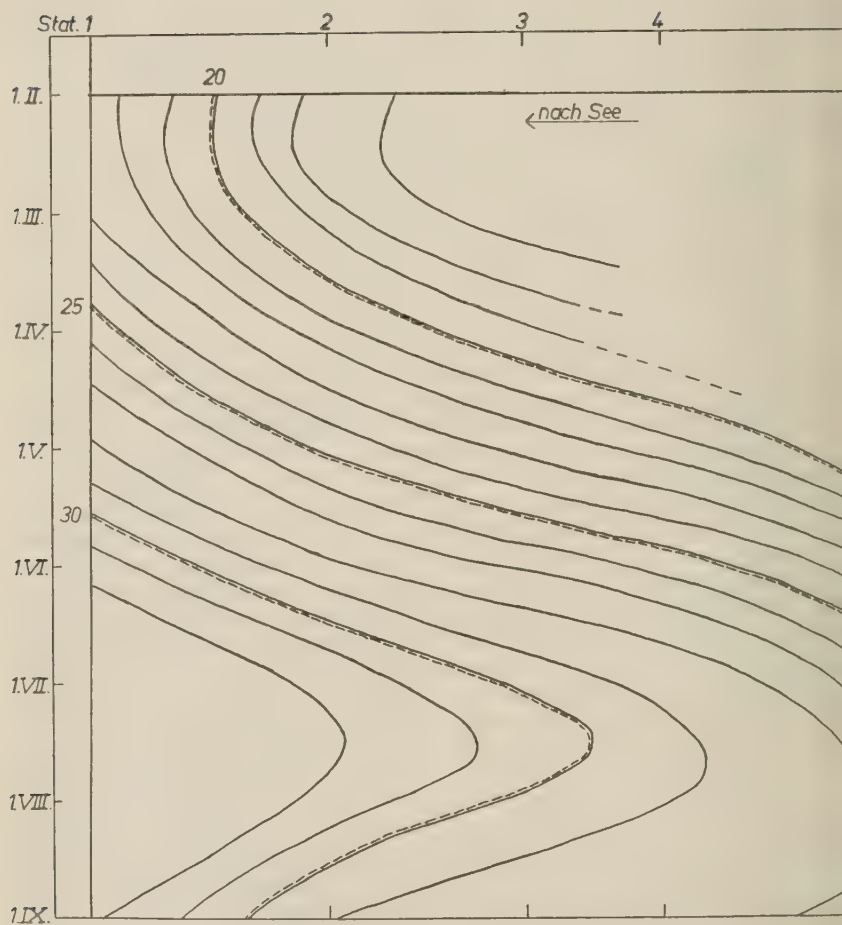
Für das gesamte Gebiet der äußeren Weser, zwischen Robbenplate und Roter-Sand, liegen aus der Zeit von Januar bis September 1948 für die Ebbitide genügend Ergebnisse zur Herstellung von Isoplethenbildern vor, die in Tafel 16 und 17 wiedergegeben sind. In den beiden Abbildungen kommt nur der Salzgehalt zur Darstellung, da die Trübung und der Nitritgehalt hier im Außengebiet der Mündung zu wenig konzentriert sind, um repräsentative Aufschlüsse geben zu können. In Tafel 16 sind die Salzgehalte für den genannten Zeitraum für die Stationen 1 bis 5 aus den obersten 5 m gemittelt zusammengefaßt worden und zeigen uns somit die jahreszeitliche Schwankung des Salzgehaltes oberhalb desjenigen Niveaus, das über große Zeiträume hinweg, von der sogen. Sprungschicht zwischen Brackwasser und mehr oder minder reinem Nordseewasser eingenommen wird. Aus Tafel 16 geht das starke, oberwasserbedingte, winterliche Vordringen des Brackwassers von Robbenplate über Hoher-Weg hinaus bis fast zur Weserfahrt hervor. Erst querab der Insel Mellum macht sich eine stärkere Aufmischung mit salzigerem Westwasser geltend, so daß schließlich bei Station 1 an der Weserfahrt auch in den Wintermonaten und bei Ebbe in Oberflächennähe stärker marine Wassermassen auftreten. Einen gut entwickelten horizontalen Sprung von fast 5 ‰ auf etwa 4 ‰ in der Strecke beobachteten wir im Januar querab Hoher-Weg bei und unterhalb Station 4. Diese horizontalen Sprünge im Salzgehalt sind im allgemeinen nicht so intensiv entwickelt wie die vertikalen Sprünge (s. auch Abb. 1), aber sie machen sich dafür rein visuell recht auffällig bemerkbar. Irgendwo in ihrem Bereich wurde nämlich stets von uns eine, selbst bei unruhiger Wetter sehr gut wahrnehmbare Stromgrenze oder -kabelung beobachtet, die sich als breiter, wirbelloser Schaumstreifen von der linken zur rechten Fahrwasserseite hinzieht, und zwar nicht im rechten Winkel, sondern von der Hoher-Weg-Seite direkt in nördlicher Richtung zur Tegele

Tafel 16



Tafel 16. Verteilung des Salzgehaltes in Promille bei Ebbside im oberen Teil des Wasserkörpers (von null bis fünf Meter gemittelt) zwischen Weserfahrt und Robbenplate (Station 1 bis 5) von Januar bis September 1948.

Tafel 17



Tafel 17: Verteilung des Salzgehaltes in Promille bei Ebbside im unteren Teil des Wasserkörpers (von zehn Meter bis Boden gemittelt) zwischen Wese- fahrt und Robbenplate (Station 1 bis 5) von Januar bis September 1948.

ate etc. verlaufend, d. h. schräg zur Fahrwasserrichtung. Auf der Fahrt von Bremerhaven zur See trifft man mehrere solcher Strom- oder besser Wasserkörpergrenzen an, die alle in ähnlicher Weise verlaufen wie eben beschrieben. Dieser Verlauf dürfte seine Ursache darin haben, daß das mit der Ebbe ausströmende Süß- und Brackwasser durch die Wirkung der Erdrotation auf die Wurster Watten in Richtung der Norder-Gründe abgedrängt wird. Im übrigen fällt dem Brackwasser bei Ebbe und Flut das aus Nordwest über das Hoher-Weg-Watt heranströmende, meist von Westwinden getriebene Nordseewasser in die Flanke und schiebt sich nun längs dieser Stromgrenzen oder horizontalen Sprünge unter das brackige Wasser der oberen 5 m und dringt dann in der Tiefe (etwa in den unteren zwei Dritteln des gesamten Wasserkörpers) als Dichtegefällestrom flußaufwärts vor, wobei natürlich eine Überlagerung durch die Gezeitenströme und eine stetige Abnahme des Salzgehaltes erfolgen. — Bei der weiteren Betrachtung der Tafel 16 fällt uns dann auf, daß die scharfe Grenze zwischen Brack- und Seewasser sich im Februar/März, dem Oberwassereinfluß folgend, weiter seawärts in die Gegend nördlich Mellum verschiebt, um im Verlaufe des Frühjahrs und Sommers bis weit oberhalb Robbenplate durch marines Brack- oder reines Seewasser verdrängt zu werden. Im Juli/August ist der ganze Mündungsraum mit fast reinem Seewasser erfüllt. — Wenden wir uns dann in Tafel 17 den entsprechenden Verhältnissen in Bodennähe zu, so sehen wir dort keinen grundsätzlichen Unterschied gegenüber der Oberfläche. Im Winter liegen die Salzwerte in Bodennähe um etwa 5 ‰ höher als im Oberflächenwasser, während der vertikale Gradient im Sommer bis hinauf zur Robbenplate höchstens 2 ‰ beträgt, d. h. im Sommer ist der Wasserkörper vom Boden bis zur Oberfläche weitgehend einheitlich aufgebaut, eine Sprungschicht ist nicht vorhanden. Diese Tatsache ging ja auch schon aus der Abbildung 1 hervor. — Schließlich ist für die Außenweser in Abb. 2 noch ein Versuch unternommen worden, den Unterschied

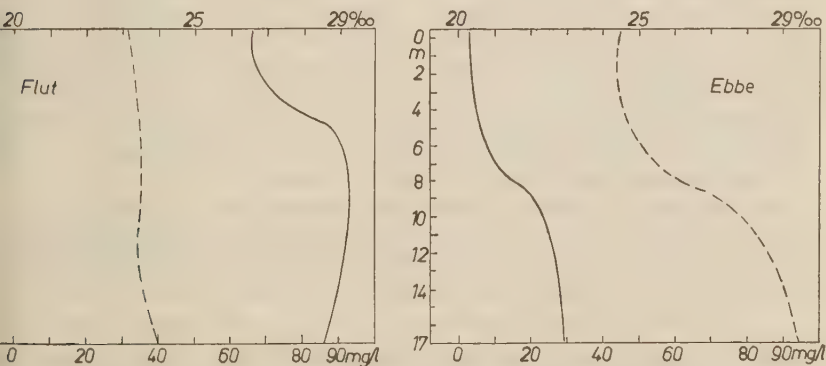


Abb. 2: Verteilung von Salzgehalt (—) und Trübung (----) bei Fluttide am 13. 2. 48 und bei Ebbitide am 18. 2. 48 in der Weserfahrt bei Station 1.

zwischen der vertikalen Verteilung von Salzgehalt und auch Trübung bei Ebbe (Niedrigwasser) und bei Flut (Hochwasser) zu veranschaulichen. Beide Serien wurden bei Station 1 vor der Weserfahrt innerhalb einer Woche zu oberwasserreichen Zeit im Februar gewonnen, und zwar die Flutserie am 13. 2. 1948 und die Ebbeserie am 18. 2. 1948. An beiden Tagen herrschte schwache bis mäßige Winde, so daß ein besonderer Windeinfluß den Vergleich nicht störte. Sowohl bei Ebbe als auch bei Flut ist hier draußen an der Weserfahrt im Februar die Sprungschicht noch gut ausgeprägt; bei Flut ist der obere Wasserkörper natürlich weniger mächtig entwickelt als bei Ebbe. In beiden Fällen haben wir es mit stark marinem Brackwasser zu tun, bei Flut praktisch sogar mit fast reinem Nordseewasser. Generell scheint festzustehen, daß unter gleichbleibenden Umständen der Salzgehalt südlich der Weserfahrt von Niedrigwasser bis Hochwasser durchschnittlich in der oberwasserreichen Jahreszeit um glatt 7 ‰ steigt, während im Sommer der Wasserkörper der Außenweser wesentlich einheitlicher aufgebaut ist. Größere Sinkstoffkonzentrationen werden im Außenbereich der Mündung nur bei Ebbe und unterhalb der Sprungschicht beobachtet. Im Vergleich zum Bremerhavener Bereich bleiben sie allerdings, selbst in Bodennähe, recht gering.

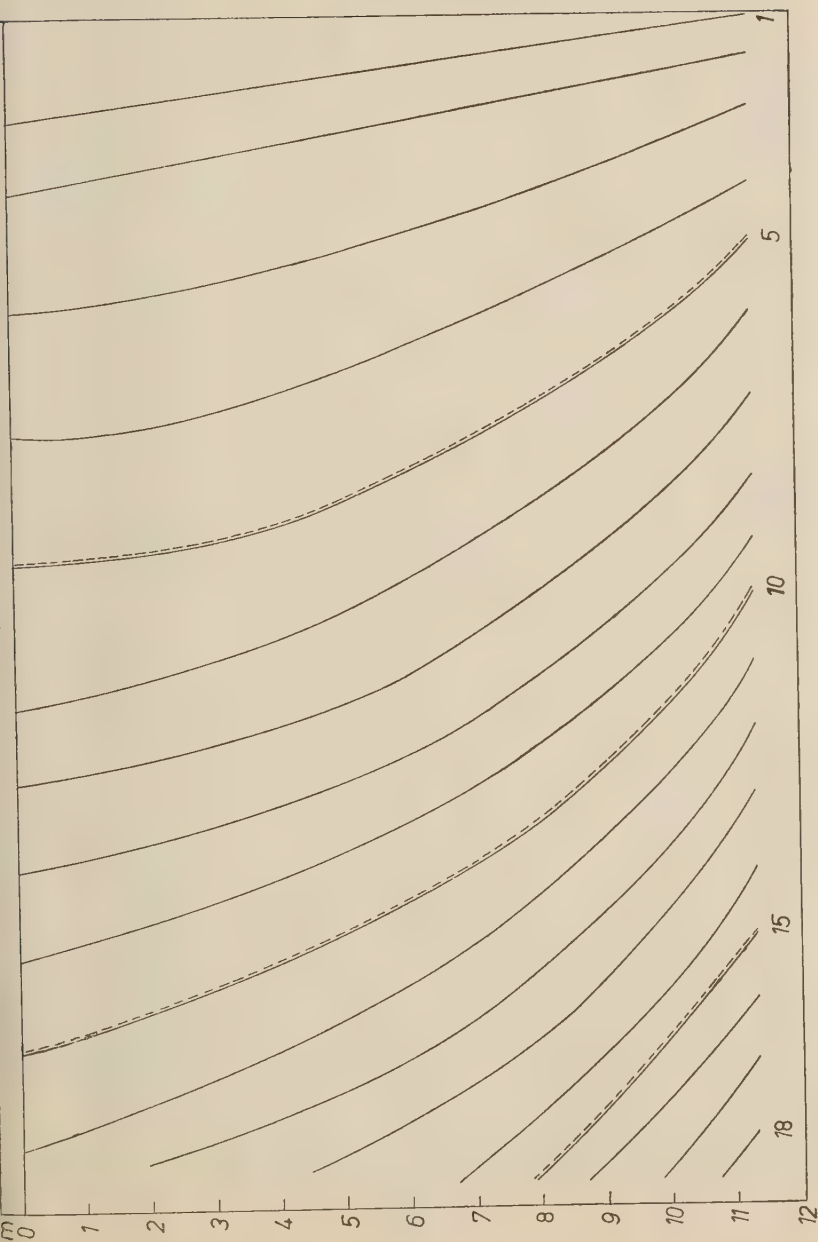
Für das Mündungsgebiet querab des Langlütjen-Sandes liegt ein zeitlich zu heterogenes Material vor, um es für die Auswertung in Isoplethen geeignet erscheinen zu lassen. Wir haben uns daher entschlossen, die für dieses Gebiet typischen hydrographischen Verhältnisse in zwei extreme Lagen (für Ebbe und Flut getrennt) als Einzeldarstellungen zu bringen.

Erstens handelt es sich um einen Ebbelängsschnitt zwischen Robbenplateau und Bremerhaven am 14. 7. 1948, einem Tage, an dem, durch ein sekundäres Oberwassermaximum bedingt (am 1. 7. 103 cbm/sec, am 7. 7. 137 cbm/sec, am 14. 7. 453 cbm/sec, am 21. 7. 295 cbm/sec, am 28. 7. 235 cbm/sec und schließlich am 31. 7. 48183 cbm/sec, gemessen am Bremer Pegel), der Seewassereinfluß weit nach See hinaus verschoben war (Tafel 18) und zweitens um einen Flutlängsschnitt vom 19. 10. 48 im gleichen Gebiet, der nun, im Gegensatz zum Ebbebild, das extreme Vordringen von Seewasser in den Mündungstrichter der Weser veranschaulicht, wie es besonders gefördert wurde durch die am 19. 10. vorherrschenden steifen Westwinde und ein äußerst geringes Oberwasser. Um den 19. 10. herum traten nämlich Oberwassermengen von nur eben über 100 cbm/sec bei Bremen auf! Diese extreme Flutlage findet in Tafel 21 ihre Darstellung.

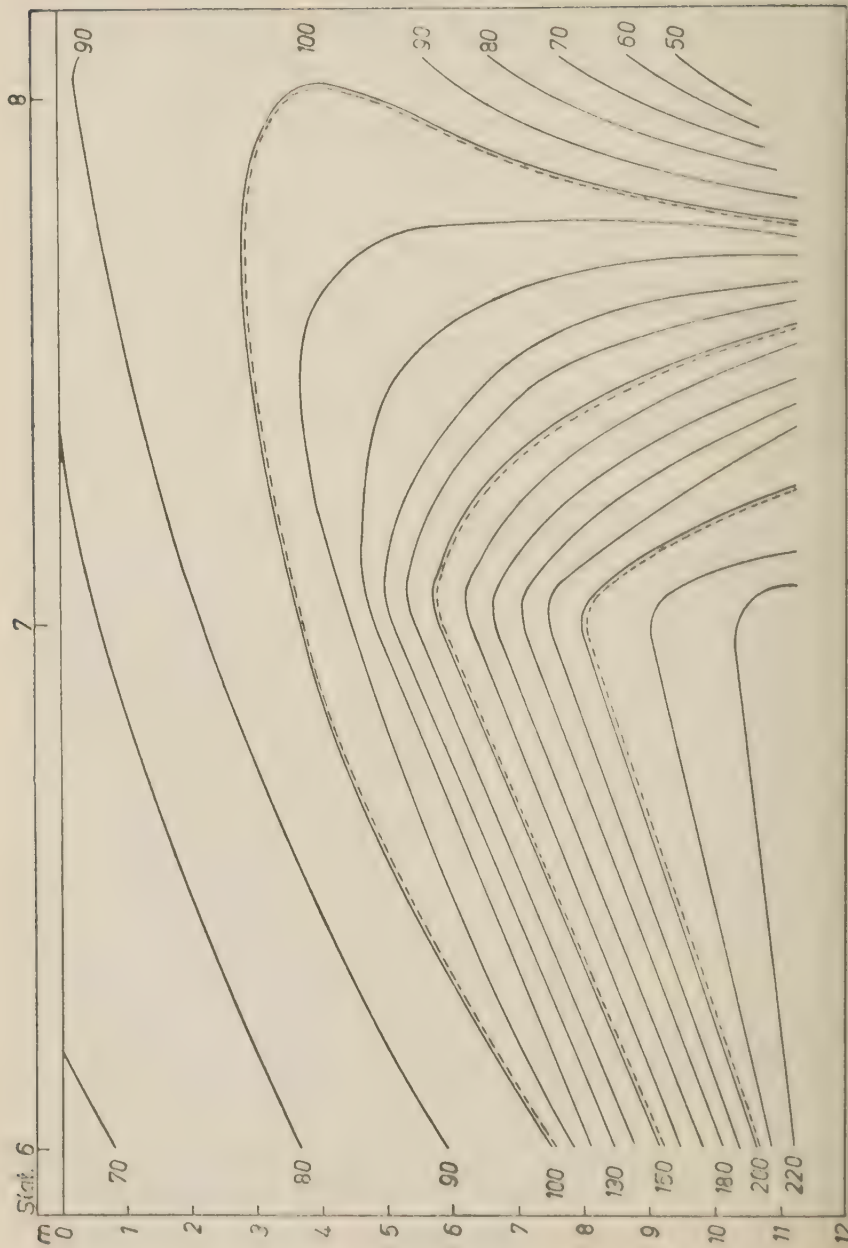
Wenden wir uns zunächst einmal dem extremen Ebbebild vom 14. 7. 48 zu. Hier fällt in Tafel 18 der erstaunlich niedrige Salzgehalt im Bereich der Station 7 und 8 (Imsum—Bremerhaven) auf, der nach unseren Beobachtungen stets in oberwasserreichen Zeiten über Niedrigwasser im ganzen Ge-

Tafel 18: Verteilung des Salzgehaltes in Promille im Längsschnitt von Robbenplateau bis Bremerhaven-Columbuspier während der Ebbside am 14. 7. 48 (etwa 12 m Tiefe).

Tafel 18



Tafel 19



et derart minimale Werte erreichte. Dieses gilt ganz besonders für die gentliche Oberwasserzeit im Spätwinter und Vorfrühling; dann treten bei merhaven regelmäßig Salzwerte von einigen wenigen Promille oder gar ines Süßwasser auf. Es kann dann kaum noch von echtem Brackwasser esprochen werden, sondern es liegt ein biologisch stark limnisch betonter asserkörper vor. Weiterhin entnehmen wir der Tafel 18, daß im obersten nnischen Brackwasser die eingangs erwähnte horizontale Wasserschich- ng nicht mehr vorhanden ist. Die sonst für den Kern der Wesermündung ische Sprungschicht ist in dieser Region verschwunden. Der gesamte asserkörper ist infolgedessen recht labil aufgebaut, und es finden starke ertikale Bewegungen statt, die wiederum eine starke Aufwirbelung der diesem Teil der Brackwasserzone maximal angereicherten Sinkstoffe be- irken, derart, daß an der Oberfläche wahre „Quellungswolken“ der Trü- ng mit bloßem Auge zu beobachten sind. Diese „Wolken“ charakter- ieren in den großen Aestuarien der Nordseeküste, nach unseren bisherigen eobachtungen in Elbe, Geeste und Weser, stets das beginnende Brack- asser. Unterhalb Imsum (Station 7) tritt dann am 14. 7. rasch echtes rackwasser von 10‰ und mehr auf, und am Boden von Station 6, bei obbenplate, befindet sich schon stark marin beeinflusstes Brackwasser von er 15‰ Salz. Der Gradient verstärkt sich beträchtlich in Richtung obbenplate, und es tritt gleichzeitig eine starke horizontale Schichtung uf, die eine stabile Lage der Wassermassen hervorruft, die nicht ohne olge für die vertikale Verteilung der Trübung bleibt.

Diese Verteilung ist nicht nur eine Funktion der Stromgeschwindigkeit, ndern primär vielmehr eine solche des Salzgehaltes, wie aus der an- hließenden Tafel 19 und aus den nachfolgenden Betrachtungen hervor- hen mag. Wir stellen bei Station 6, bei gut entwickelter Sprungschicht, ne ebenfalls horizontale Schichtung der Trübung fest. Die absoluten erte der Trübung liegen hier im oberen Brackwasserbereich entschieden her als im Gebiet von Mellum und Weserfahrt, wo höchstens in Boden- he einmal $100\text{ mg Sinkstoffe/l}$ erreicht werden, während im Langlütjen- schnitt oberhalb Robbenplate bei um 10‰ schwankenden Salzwerten übungskonzentrationen von über 200 mg/l auftreten, die gelegentlich in odennähe sogar einmal den Wert von 1000 mg/l übersteigen. Im übrigen eten diese hohen Trübungswerte im ganzen unteren Drittel der Wasser- efe auf und quellen im oberen Bereich der Brackwasserzone sogar, wenn ich abklingend, bis fast zur Oberfläche empor, wie dies unterhalb Bremer- vens auch am 14. 7. beobachtet wurde! Dies Emporquellen bei nur enigen Promille Salzgehalt ist natürlich ebenfalls durch das Ende der rungsschicht im obersten Brackgebiet und dem damit verbundenen labilen aufbau der Wassermassen zu erklären! — Wie schon erwähnt, ist in den ündungen unserer großen Ströme das Aufsteigen der für das obere Brack-

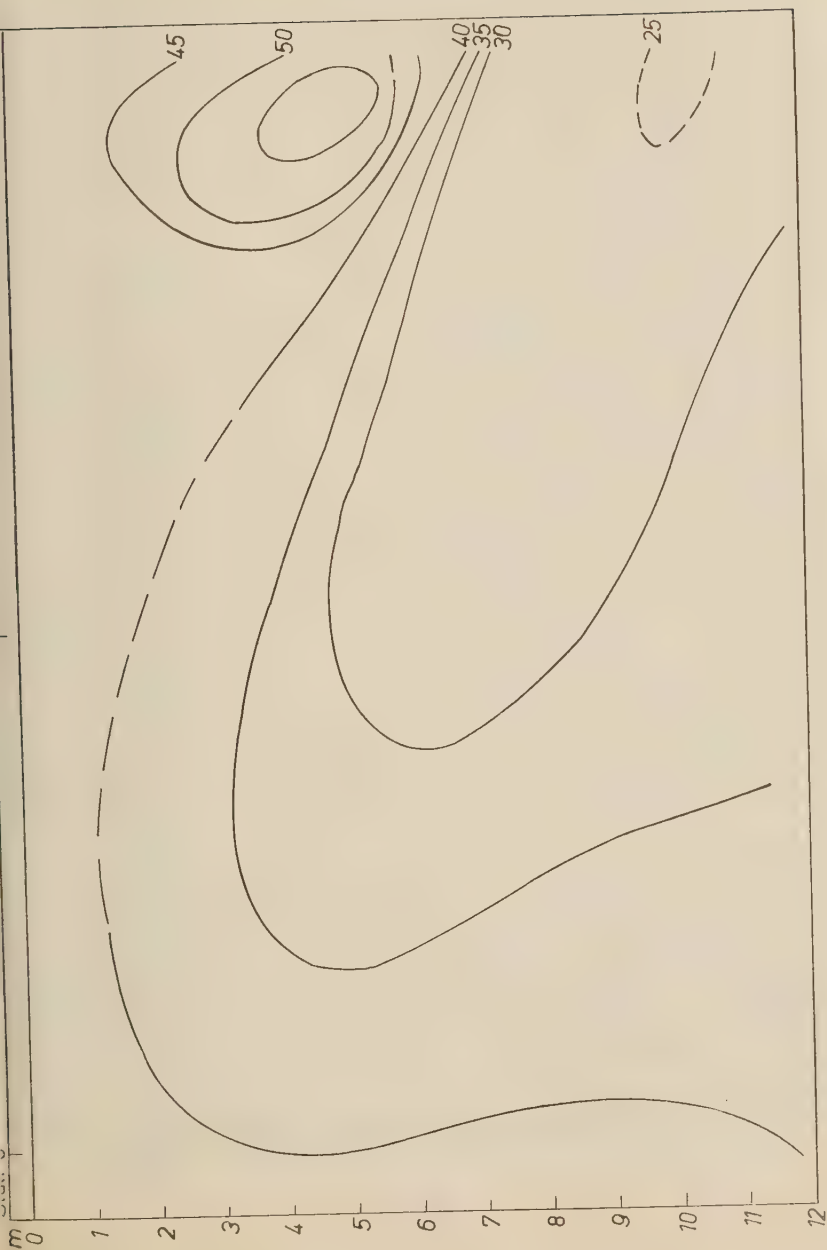
afel 19: Verteilung der Trübung in mg/l im Längsschnitt von Robbenplate bis Bremerhaven-Columbuspier während der Ebttide am 14. 7. 48 (etwa 12 m Tiefe).

wasser so typischen Sinkstoffwolke derart auffällig, daß man auf der Fahrt nach See vom Deck des Dampfers aus ohne viel Übung jederzeit die nur auf eine kurze Strecke beschränkten Trübungswolken wahrnehmen kann. Man muß sich dann stets darüber klar sein, daß man gerade die beginnende Brackwasserzone von etwa 3—5 ‰ durchfährt. Es ist mit anderen Worten die an der Oberfläche auftretende Trübungswolke ein zuverlässiger Indikator für das Vorhandensein der erwähnten Salzkonzentration. — Ähnliche Beobachtungen wurden vom Verfasser bereits 1937 in der Elbmündung gemacht, wo das Trübungsmaximum (bis zu 1000 mg/l!) mit einem Salzgehalt von etwa 2 bis 3 ‰ zusammenfiel und im Durchschnitt unterhalb Glückstadt, bei der Störmündung lag. (Lüneburg l. c.) — Wie wir noch auf Tafel 19 erkennen können, finden im labil gelagerten oberen Brackwasser sogar Inversionen der Sinkstoffe statt, derart, daß die größeren Trübungswerte nicht mehr, wie üblich, in Bodennähe liegen, sondern beliebig, irgendwo in der Vertikalen auftreten können.

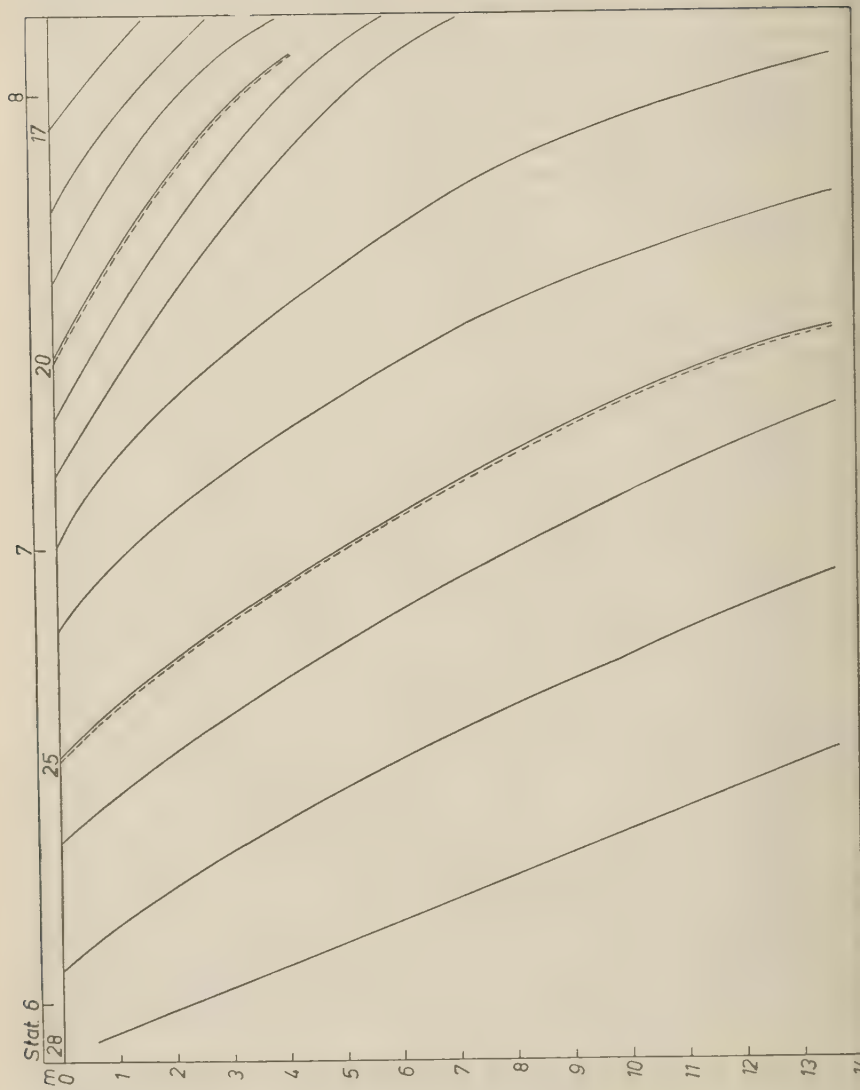
Die hier und auch anderenorts ausführlich behandelte Erscheinung der Sinkstoffanreicherung im oberen und obersten Brackwasser läßt sich meines Erachtens zwanglos, wie folgt, erklären: Das aus dem Binnenlande heranströmende Süßwasser ist, wie die besonders in Elbe und Weser auffällig in Erscheinung tretende Gelbfärbung des Wassers (meist humosen Ursprungs) sinnfällig zeigt, sehr mit kolloid gelösten Stoffen belastet, die außerdem aus organogenen Abwasser-Derivaten und aus kolloiden Ton-Kiesel- sowie Eisenteilchen bestehen können. Diese Kolloide werden im oberen Brackwasser plötzlich der Einwirkung eines starken Elektrolyten ausgesetzt, wobei sie in bekannter Weise, infolge der Erreichung oder Überschreitung des isoelektrischen Punktes, zur Koagulation gelangen, wie dieses auch an filtriertem Moorwasser mit Salzzusatz am Photometer in vitro nachgewiesen werden konnte. An die so gebildeten „Koagulationskerne“ werden bald übrige, im Wasser verteilte „quasikolloide“ Teilchen adsorbiert, und die Masse der gebildeten Sinkstoffe wird so immer mehr vergrößert, bis die erwähnten Trübungswolken sich herausgebildet haben was meist, nach bisherigen Erfahrungen in Elbe- und Wesermündung, bei 2, 3, 5 oder noch einigen Promille Salz mehr der Fall zu sein pflegt. Beim weiteren Abströmen nach See zu sinken sie, bei von uns festgestellter Teilchengröße von etwa einheitlich 20 μ , in das untere Drittel des Wasserkörpers ab und können dann nicht mehr bis zur Oberfläche aufsteigen, da sie von der erwähnten Sprungschicht daran gehindert werden. — Die Trockensubstanz der so entstandenen Trübungsmasse besteht im Durchschnitt zu 10 bis 20 % aus organischer Substanz und nur immer zu 2 bis 3 ‰ aus CaO (Kalk). Ferner wurde bei Beobachtungen über Stauwasser d. h. bei Stromstille, ein kurzfristiges, aber fast restloses Absinken der gesamten Trübungswolke an den Grund beobachtet. Die Sinkstoffmengen

Tafel 20: Verteilung der salpetrigen Säure in $\text{Gamma NO}_2 = \text{N/l}$ im Längsschnitt von Robbenplate bis Bremerhaven-Columbuspier während der Ebttide am 14. 7. 48 (etwa 12 m Tiefe).

Tafel 20



Tafel 21



kommen jedoch infolge der starken Gezeitenströmungen nie zur dauernden Ablagerung im eigentlichen Stromstrich, wie Bodengreiferproben eindeutig bewiesen. Der Boden des Hauptfahrwassers der Wesermündung besteht aus Sand der verschiedensten Korngrößen und ist mit Schill etc. vermischt. — Über den Verbleib der erwähnten Sinkstoffmassen und insbesondere die Wechselbeziehungen zwischen den Schlickmassen der benachbarten Watten und der Trübungswolke der Weser wird zurzeit am Institut für Meeresforschung in Bremerhaven intensiv gearbeitet.

Betrachten wir schließlich in Tafel 20 noch die Verteilung des Abbauprodukt-Nitrit (salpetrige Säure) während des extremen Ebbebefalles vom 4. 7., so fällt auch hier sogleich eine gewisse Inversion der Werte im oberen Brackwasser bei Bremerhaven auf. Dort liegt das zweifellos aus den aufbereiteten Abwässern Bremerhavens (in die Geeste, oberhalb der Columbuspier eingeleitet) stammende Maximum von fast 60 Gamma Nitrit-Stickstoff/l in 4 bis 5 m Tiefe. Dieses Maximum ist recht beträchtlich und entspricht glatt den Werten der Hamburger Abwässer unterhalb Altonas. Bemerkenswerterweise steigt dann der Nitritwert generell wieder in Richtung Robbenplate von etwa 30 bis über 40 Gamma/l an, obgleich er weiter nach See zu, bei der Weserfahrt z. B., kaum noch in Erscheinung tritt. Auch diese ungewöhnliche Nitritverteilung wurde früher schon auf der Unterelbe beobachtet (Lüneburg l. c.). So betragen nach eigenen Beobachtungen die Nitritwerte in der Hamburger Selbstreinigungszone ca. 60 Gamma $\text{NO}_2\text{-N/l}$, unmittelbar unterhalb der Selbstreinigung auf durchschnittlich ca. 10 Gamma/l abzunehmen. Im Brackgebiet in der Nähe der Insel Neuwerk steigt die Nitritkonzentration dann erneut im Mittel auf etwa 20 Gamma/l an! Dieses sekundäre Maximum im zentralen Brackwassergebiet kann natürlich nicht mehr den abgebauten und verschwundenen Abwässern der Großstädte entstammen. Es ist eher zu vermuten, daß im Zentrum des Brackwassers die stenohalinen Formen des Planktons usw. absterben und dann, bei ihrem Abbau über Ammoniak, auch Nitrit frei wird. — Es wird eine der Zukunftsaufgaben des Instituts für Meeresforschung sein, die für das Brackwasser typischen Abbauvorgänge mit Hilfe der Stickstoffkomponenten und anderer, eventuell empfindlicherer Indikatoren zu erfassen.

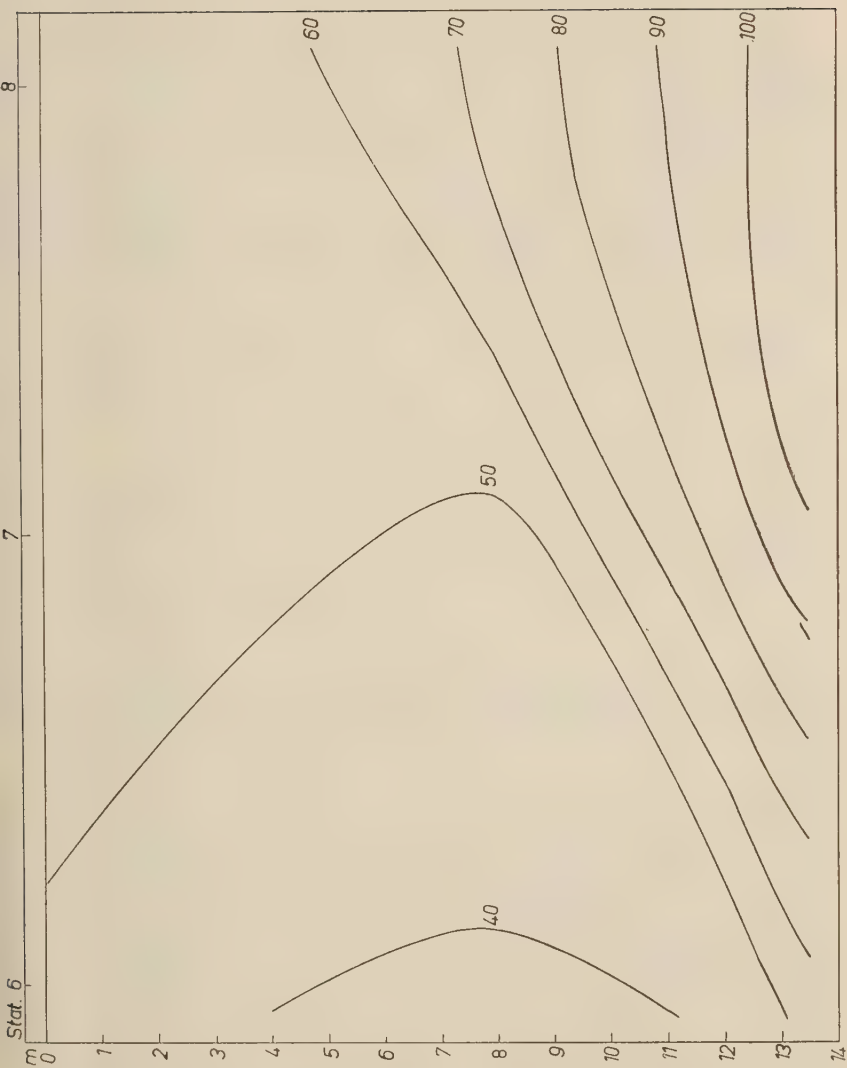
Die in Tafel 21 dargestellten Werte zur Zeit eines extremen Flutinflusses, der, wie erwähnt, besonders schön am 19. 10. 48 in Erscheinung trat (bei wenig Oberwasser und steifen Westwinden), zeigen ein grundsätzlich anderes Bild. So verlaufen z. B. schon die Isohalinen auf Tafel 21 in völlig anders gearteter Neigung als zur extremen Ebbezeit. Sie sind nämlich durch die eindringende Flut stromaufwärts und zur Oberfläche hin ausgebogen. Während beim extremen Ebbefall am 14. 7. die Sprungschicht nach See zu erst im Raum Robbenplate völlig zur Entfaltung gelangte, ist

Tafel 21: Verteilung des Salzgehaltes in Promille im Längsschnitt von Robbenplate bis Bremerhaven-Columbuspier während der Flutide am 19. 10. 48 (etwa 15 m Tiefe).

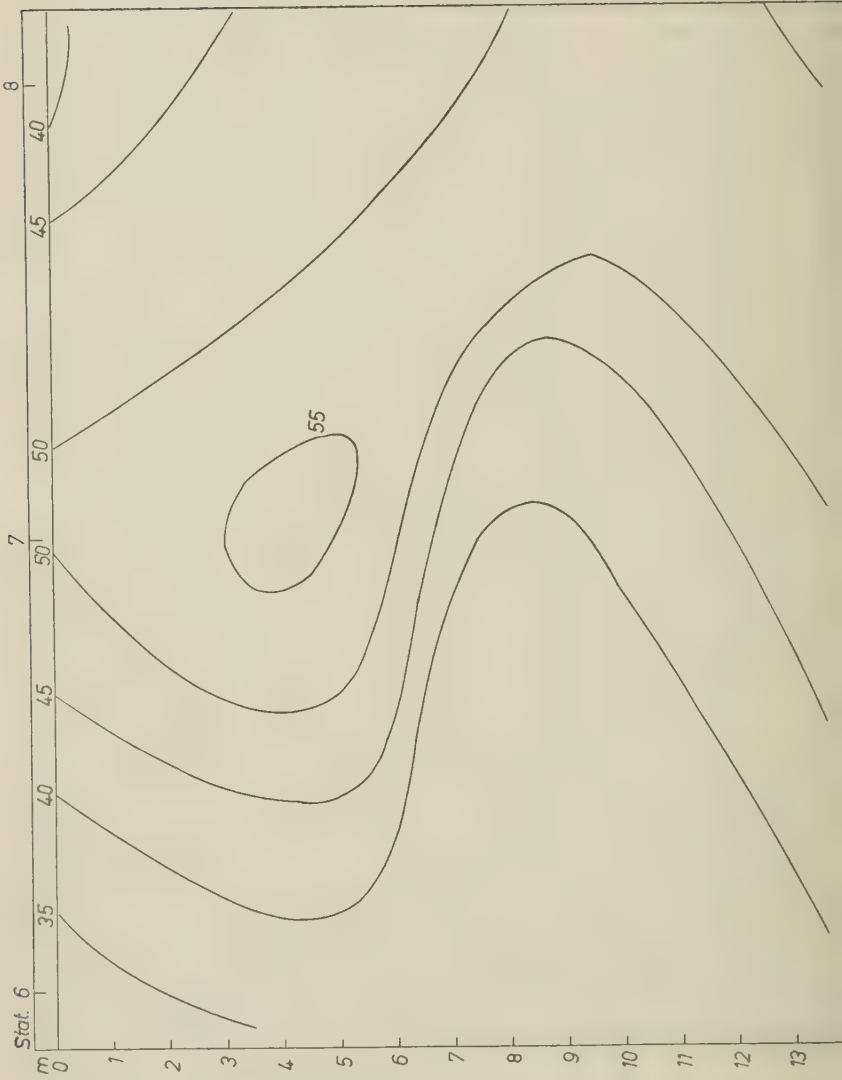
in demselben Gebiet am 19. 10. 48 kein wesentlicher Vertikalgradient entwickelt, da dort der ganze Wasserkörper noch von reinem Seewasser erfüllt ist. Erst langsam, nach Bremerhaven hin, schiebt sich das See- und marine Brackwasser unter geringer salzhaltige Wasserkörper, und es entsteht in wenigen Metern Tiefe, um 20 ‰ herum, eine Sprungschicht, die weiter stromaufwärts dann um einige Meter tiefer liegt und im obersten Brackwasser schließlich verschwindet. Die vertikale Salzzunahme beträgt übrigens im Brackwasser der Wesermündung ganz allgemein mindestens 5 ‰. — Die beobachteten Maximalschwankungen von 0 bis 20 ‰ sind für den Wesertrichter bei Bremerhaven typisch und werden natürlich nicht ohne Folgen auf die biologischen Vorgänge in diesem Teil der Wesermündung bleiben. — Das Trübungsbild (Tafel 22) ist, dem stark marinen Charakter der Salzverteilung entsprechend, von einfachem Aufbau. Im fast reinen marinen Westteil des Längsschnittes bei Langlütjen-Sand weist das Wasser einen Trübungsgrad auf, wie er unter normalen Umständen bei Roter-Sand, Norder-Gründe und Scharhörn auftritt, und selbst bei Bremerhaven nähert sich der Sinkstoffgehalt unterhalb der Sprungschicht nur in unmittelbarer Nähe des Bodens, der bei Flut mindestens 3 m tiefer als zur Ebbezeit liegt, den auch bei Hoher-Weg in Bodennähe beobachteten niedrigen Werten von höchstens 100 mg/l! Interessanter und unregelmäßiger ist die in Tafel 23 dargestellte Verteilung der Nitritwerte: Von See kommend erleben wir im Raume Wremen—Imsum und oberhalb ein auf die ganze Vertikale sich erstreckendes Nitritmaximum von über 50 Gamma/l gegenüber nur 40 Gamma/l und weniger bei Robbenplate und auch bei Bremerhaven! Das erwähnte Maximum fällt etwa mit 20 bis 25 ‰ Salz zusammen, die obere Grenze von 40 Gamma/l coincidiert cum granu salis mit ca. 15 ‰. — Vergleicht man hiermit das vorher betrachtete Ebbbild, so sieht man auch dort in Tafel 20 am linken Bildrand die flüßaufwärtige Grenze eines sekundären Nitritmaximums mit rund 15 ‰ zusammenfallen. Nach den beiden Einzelreisen vom 14. 7. und vom 19. 10. 48 scheint in der Wesermündung zwischen ca. 25 ‰ nach See zu und ca. 15 ‰ nach der Landseite hin ein sekundäres Nitritmaximum zu liegen, das etwa 10 bis 15 Gamma/l höher als die flüßaufwärtigen Werte liegt. Ich würde mich hüten, aus diesen beiden Reisen verallgemeinernde Schlußfolgerungen zu ziehen, wenn ich nicht aus zahlreichen Reisen im Jahre 1937 auf der Unterelbe (Lüneburg l. c.) wüßte, daß dort auch gerade zwischen rund 25 und 15 ‰ Salz im Elbmündungstrichter ein sekundäres Nitritmaximum immer wieder beobachtet wurde, das auch um etwa 10 Gamma/l die flüßaufwärts gelegenen Werte überragte. Es scheint also doch zweifellos in diesem, bei Neuwerk in der Elbe und bei Robbenplate—Wremen in der Weser gelegenen sekundären Nitritmaximum ein gewisses System vorzuliegen, das auf den ersten Blick nur dadurch zu erklären ist, daß im

Tafel 22: Verteilung der Trübung in mg/l im Längsschnitt von Robbenplate bis Bremerhaven-Columbuspier während der Flutide am 19. 10. 48 (etwa 15 m Tiefe).

Tafel 22



Tafel 23



Brackwasserbereich von 15 bis 25 ‰ Salz ein größeres Absterben einerseits der stenohalinen Meeresplanktonorganismen und andererseits auch der limnischen Planktonlebewesen stattfindet. — Zweifellos wird es in Zukunft sowohl für Hydrographen als auch für Hydrobiologen recht lohnend sein, dieses Problem gemeinsam in Angriff zu nehmen.

Es sollen nun die einleitenden Untersuchungen des Jahres 1948 ihren Abschluß in einer kurzen Betrachtung der Verteilung der bisher besprochenen Faktoren im Raume Blexen—Nordenham finden, also in dem Gebiet der Wesermündung, in dem der Brackwassereinfluß flußaufwärts im Mittel sein Ende findet. Das Gebiet konnte nur auf einer einzigen Reise am 19. 5. 48 über Flut aufgesucht werden, zu einer Zeit bereits unter normal entwickelter Oberwasserverhältnisse (ca. 150 cbm/sec am Bremer Pegel). In Abb. 3 sind die Ergebnisse der erwähnten Fahrt sowohl für Blexen als daneben auch für Nordenham für alle drei Faktoren zugleich dargestellt. Die Ver-

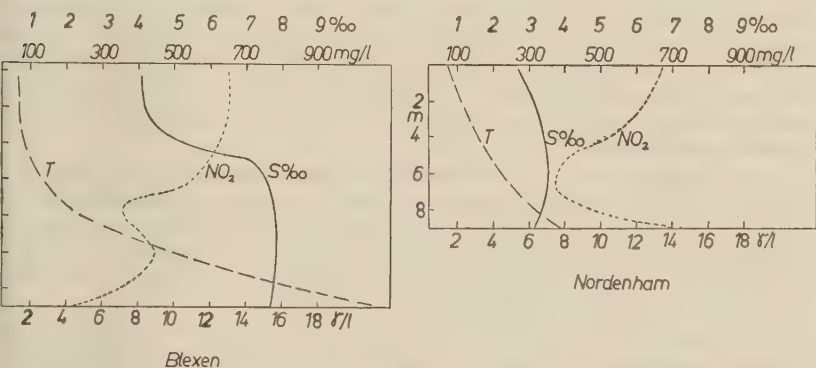


Abb. 3: Vertikalverteilung von Salzgehalt, Trübung und salpetriger Säure bei Flutide am 19. 5. 48 querab Blexen und Nordenham (Tiefe bei Blexen etwa 14 m, bei Nordenham etwa 10 m).

kalserien wurden an beiden Orten in Fahrwassermitte, und zwar bei Blexen über 14 m Wassertiefe und bei Nordenham über 10 m Tiefe gewonnen. — Wenden wir uns zunächst einmal Blexen zu, so fällt dort der äußerst scharf ausgeprägte Salzsprung bei 5 m Tiefe auf, in dessen Verlauf der geringe Salzgehalt von 4 ‰ an der Oberfläche auf glatt den doppelten Wert ansteigt und bis zum Boden hin ca. 8 ‰ beibehält. Die Trübung ist hier oben im gering salzigen Gebiet maximal entwickelt; wir befinden uns im Zentrum der schon früher erwähnten „Trübungswolke“ (um 5 ‰

Tafel 23: Verteilung der salpetrigen Säure in Gamma NO₂=N/l im Längsschnitt von Robbenplate bis Bremerhaven-Columbuspier während der Flutide am 19. 10. 48 (etwa 15 m Tiefe).

herum). An der Oberfläche treten Werte auf, die man sonst höchstens in Bodennähe findet (ca. 100 mg/l), während die Sinkstoffwerte in der unteren Hälfte des Wasserkörpers von 200 bis 300 mg/l auf 1000 mg/l (!) ansteigen, d. h. etwa 1 g/l in Bodennähe! Aber auch diese gewaltigen Sinkstoffmassen kommen im Hauptfahrwasser nicht zur endgültigen Ruhe, sondern machen sich nachweislich nur in den strömungsfreien Nebenarmen, Bewässerungssielen und Hafenbecken bemerkbar, wo dafür aber auch z. B. im Geestevorhafen in Bremerhaven (kurz unterhalb der Blexer Station) in der oberwasserreichen Jahreszeit von Januar bis April, wenn das Zentrum der „Sinkstoffwolke“ querab Bremerhavens liegt, bis zu 1 m Schllickfall beobachtet wurde. — Die Nitritwerte liegen an der Oberfläche erstaunlich niedrig (12 bis 14 Gamma/l) und können unterhalb der Sprungschicht völlig vernachlässigt werden. Danach scheint sich der Abwassereinfluß der Großstadt Bremerhaven nicht weit stromaufwärts geltend zu machen, zumal am 19. 5. 48 mäßige nordöstliche Winde herrschten, die immerhin ein vorhandenes Abwasser nach Blexen hätten treiben müssen. Nach den bisherigen Beobachtungen bleiben die Bremerhavener Abwässer, streng durch eine scharfe Stromgrenze getrennt, auf das östliche Weserufer, zwischen Luneplate und Weddewarden, unterhalb der Stadt, beschränkt und erreichen ihre größte Breitenausdehnung bei der Columbuspier am Nordende Bremerhavens.

Im Gegensatz zu Blexen ist die scharfe Sprungschicht bei Nordenham an obersten Ende des Brackgebietes (3^{0/100} Salz) praktisch verschwunden, wir wir dies auch schon weiter stromab beobachteten. Die Wasserschichtung wird hier infolgedessen einen labileren Aufbau haben, worauf die unregelmäßige vertikale Nitritverteilung schon hindeutet. Auch ist der vertikale Sinkstoffgradient geringer, wir befinden uns am oberen Ende der „Trübungswolke“, d. h. die Sinkstoffkonzentration läßt wieder nach — Weiter stromaufwärts sind wir im Jahre 1948 in diesem Zusammenhang nicht gelangt. Es ist uns aber aus gelegentlichen Salzbestimmungen aus der Bremer Gegend bekannt, daß der Salzgehalt der oberen Weser sich nicht dem Nullwert nähert, sondern sich etwa bei 0,7^{0/100} verhält und stromauf sogar noch weiter ansteigt, bedingt durch die immer mehr gesteigerte Zuführung von Kaliabwässern im Raume der Werra, besonders auf der russischen Seite. Es steht zurzeit auch noch nicht fest, wie weit diese binneländische Versalzung zu einem gewissen Abschluß gelangt ist.

Zusammenfassung und Ausblick

Am Anfang wird die Bedeutung allgemeiner hydrographischer Untersuchungen in der Wesermündung erörtert, sowie auf den einleitenden Charakter der erstmalig im Jahre 1948 vom Bremer Institut für Meeresforschung in Bremerhaven in Angriff genommenen hydrographischen Untersuchungen der Wesermündung hingewiesen. Die hier dargestellten und diskutierten Ergebnisse der Wesermündungsuntersuchungen stellen den ersten Teil einer geplanten Reihenveröffentlichung dar. Es folgt eine aus-

ährliche Beschreibung der topographischen Verhältnisse des als Mündungsgebiet definierten Raumes zwischen Nordenham und dem Roten-Sand, wobei das Gebiet in drei Hauptabschnitte eingeteilt wird, nämlich:

1. das Gebiet der Außenweser von Roter-Sand bis etwa Robbenplate mit Tiefen um 20 m und mehr,
2. das Gebiet von Robbenplate bis Bremerhaven mit Tiefen von 10 bis 15 m und
3. das oberste Brackwassergebiet von Bremerhaven bis Nordenham.

Insgesamt wurden einigermaßen regelmäßige acht Terminstationen in 5 bis 6 km Abstand auf der Strecke von Bremerhaven bis See ein- bis zweimal im Monat aufgesucht und Vertikalserien in 5 oder 2,5 m Abstand durchgeführt. Die untersuchten Faktoren beschränkten sich auf den Salzgehalt, den Gehalt an Sinkstoffen, der der optischen Trübe in etwa proportional ist, und den Abwasserindikator: Salpetrige Säure (Nitrit). — Bestimmungsverfahren und Fehlerbreiten werden kurz erläutert.

Außerdem wird ein Überblick über die hydrographisch so wichtigen Oberwasserverhältnisse, sowie über Wind und Wetter gegeben: Die stärkste Oberwasserentwicklung mit etwa 1000 cbm/sec am Bremer Pegel trat zu Beginn des Jahres auf, während das Minimum im Oktober erreicht wurde mit etwa 100 cbm/sec am gleichen Pegel.

Bei der Diskussion der Ergebnisse wird festgestellt, daß zur Zeit starken Oberwassers im äußeren Mündungsgebiet in 5 bis 6 m Tiefe ein starker Anstieg im Salzgehalt zu beobachten ist, der bei wenig Oberwasser im Herbst verschwindet. Der Vertikalgradient beträgt bis hinauf nach Bremerhaven in der Oberwasserzeit glatt 5‰ zwischen der Oberfläche und dem Boden. Eine nennenswerte Trübung tritt in der Außenweser nur im Spätwinter in oberflächennähe auf. — Im oberen Gebiet bis Bremerhaven ist neben kolloidchemisch bedingtem Anwachsen der Sinkstoffkonzentration eine unregelmäßige starke Schwankung des Salzgehaltes in Abhängigkeit von Oberwasser und Wetter festzustellen, so daß bei Bremerhaven in extremen Fällen Schwankungen von Null bis über 20‰ auftreten konnten. — Interessant ist die Verteilung des Abbaufaktors Nitrit im oberen Teil der Ärmelmündung. Dort tritt einmal in der Nähe Bremerhavens eine, durch tidische Abwässer bedingte Nitrithöhung ein und ferner ein sekundäres Maximum im eigentlichen Brackwassergebiet zwischen 15 und 20‰ Salz, wie es 1937 auf zahlreichen Reisen in der Elbmündung bei Neuwerk in gleicher Weise und bei gleichem Salzgehalt immer wieder beobachtet werden konnte. Der Verfasser ist der Auffassung, daß es sich auf Planktonlebensbauprozesse stenohaliner oder limnischer Planktonorganismen im Brackwasserzentrum zurückführen läßt.

Abschließend wird noch kurz eine Einzelreise in das Gebiet Blexen—Nordenham diskutiert.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hans Lüneburg, Institut für Meeresforschung, Bremerhaven-G.

Literaturverzeichnis

1. CASPERS, H. „Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elbe Ästuar.“ Verhandlungen der Deutschen Zoologen in Kiel, 1948. Akad. Verlagsges., Leipzig 1948.
2. GOEDECKE, E. „Kalkgehalt im Oberflächenwasser der Unterelbe etc.“ Archiv der Deutschen Seewarte, Bd. 55, Heft 1, Hamburg 1936.
3. GOEDECKE, E. „Zur Hydrographie der südlichen Nordsee.“ Archiv der Deutschen Seewarte, Bd. 57, Heft 1, Hamburg 1936.
4. JOSEPH, J. „Meeresoptische Meßgeräte.“ Naturforschung und Medizin in Deutschland 1939/46 der „Fiat review of German science“. Bd. 18, Teil II. Dieterichsche Verlagsbuchhandlung, Wiesbaden.
5. KALLE, K. „Die Bestimmung des Nitrits etc.“ Annalen der Hydrographie etc., Juni 1937.
6. LINKE, O. „Die Biota des Jadebusenwattes.“ Helgol. Wiss. Meeresunters Bd. 1, Heft 3, Helgoland 1939.
7. LUDERS, O. „Unmittelbare Sandwanderungsmessungen auf dem Meeresboden.“ Veröffentl. Inst. Meereskde., N. F., Heft 24, 1933.
8. LÜNEBURG, H. „Hydrochemische Untersuchungen in der Elbmündung etc.“ Archiv der Deutschen Seewarte, Bd. 59, Heft 5, Hamburg 1939.
9. LÜNEBURG, H. „Die Geeste als Vorfluter.“ Deutsche Geographische Blätter Bd. 45, Heft 3/4, Bremen 1949.
10. LÜNEBURG, H. „Über Messung und Bedeutung der Sinkstoffe in Elb- und Wesermündung.“ — „Vom Wasser“, Bd. XVIII, Weinheim 1950/51.
11. MOORE, H. B. „The muds of the Clyde sea area.“ J. Mar. Biol. Ass. 1930/31.
12. ROCHFORD, D. J. „Studies in Australian estuarine hydrology.“ Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Vol. 2, Nr. 1, Melbourne 1951.
13. SCHRADER, Th. „Fischereibiologische Untersuchungen im Wesergebiet.“ Zeitschrift für Fischerei, Bd. 39, Seite 527 ff.
14. THIEMANN, K. „Das Plankton der Flußmündungen.“ Meteor-Expedition Bd. XII, Teil 1.
15. University of Iowa, Hydr. Lab. „Measurement and Analysis of Sediment Load in Streams.“ Nr. 1—7, Iowa 1940/43.

Studien zur Brack- und Seewassermykologie I.

Von Willy H ö h n k

Mit 1 Karte, 2 Tabellen und 1 Blockdiagramm

Eine ökologische Studie (1939) hatte mir gezeigt, daß im gezeitenlosen, relativ ruhigen Brackwasser der Kieler Förde parasitische und saprophytische Phycomyceten nicht selten sind.

Außerdem war durch Kultivieren der Saprophyten in verschiedenen Salzgehaltsstufen wahrscheinlich gemacht, daß das Artenminimum des Brackwassers, bezeichnet durch die Salzgehaltsstufen von 5 bis 7‰, auch von bestimmten limnischen Formen, Einzelpilzen und Pilzgruppen, nicht überschritten wird. Der zunehmende Salzgehalt wirkte sich so aus, daß die sexuelle Phase unterdrückt wurde und die Propagationsziffer kontinuierlich sank, bis eine art- oder gruppenspezifische letale Grenze erreicht war.

Die Betrachtung einzelner Funde aus Meeresstrandtümpeln ließ vermuten, daß der konstante Salzgehalt in den abgeschlossenen Tümpeln als alleiniger Faktor weniger ausmerzend wirksam ist als niedrigere Salzstufen in Verbindung mit anderen Faktoren des brackigen Uferstreifens des Meeres, wie Strömung, Gezeitenbewegung und häufige Änderungen des Salzgehaltes.

Es lag nahe, von Bremerhaven aus diesen Fragen im stark bewegten Brackwasser der Nordseeküste weiter nachzugehen und nach Aufschlüssen über die pilzliche Besiedlung des Meerwassers zu suchen, von der sehr wenig bekannt ist, deren Rolle beim Stoffumsatz vermutlich aber sehr bedeutsam ist.

Der methodische Weg bei diesen Arbeiten war folgendermaßen:

Wasser- und Bodenproben und ortsfeste oder im Wasser treibende Substrate wurden ins Institut gebracht, in Petrischalen als Rohkulturen ausgebreitet und im Wasser des Standortes gehalten. Das Wasser war durch Membranfilter grob — mittel — fein filtriert.

Die Rohkulturen erhielten Köder hinzugefügt. Derer wurden viele mit wechselndem Erfolg versucht, eiweiß- und stärkehaltige, Samenschalen, kleine Teile von sterilisierten feinen Holzspänen und Pflanzenteile.

Die besiedelten Köder der Rohkulturen wanderten in die Wasserschalen, das waren sterile Petrischalen mit filtriertem Wasser des Standorts.

Die Wartezeit bis zum Befund und seine Registrierung war sehr unterschiedlich, von einzelnen Tagen bis gelegentlich zu vielen Wochen. Diese Eintragungen ins Laborjournal sind die Grundlagen für die folgenden Überichten.

Von allen beobachteten und unterschiedenen Mycelien wurden Impfungen auf Agarnährböden gemacht und danach in Dauerkulturen übergeführt. Sie stellen das Material für weitere Untersuchungen dar.

Befunde.

Eingelieferte Proben, sowohl vom Brackwasser als auch vom Boden der Grodenkante und ihrer Nähe bei Schmarren, etwa 12 km nördlich Bremerhavens, enthielten ausnahmslos Pilzmycelien, die geködert und in Agarböden gehalten werden konnten.

Danach wurden von einer Exkursion nach Imsum, 5 km südlich des vorigen Standorts, 17 Bodenproben eingebracht, von denen 14 aus der Watt, von der Grodenkante bis etwa 100 m seewärts, genommen waren. Unter den 14 waren zwei Fehlproben. Die restlichen zwölf gaben zehn Mycelien der niederen Pilze und sechs der höheren. Aus drei von diesen, die in 10 und 25 cm unter der Oberfläche des Schlickes gestochen waren, wurden auch zwei *Pythien* und ein *Pseudolpidium* gefunden.

Der Salzgehalt des Wassers an diesem Standort war zur Ebbezeit 3,71 und 4,07‰¹⁾, in den gleichen Salzstufen wurden auch die Kulturen in den Schalen gehalten. — Bemerkenswert war die Häufigkeit der Pilze im schlickigen Watt. Ihr Gedeihen im mesohalinen, gefilterten ± 4 ‰ Brackwasser war nach früheren Erfahrungen zu erwarten.

Etwa mittwegs zwischen den beiden bezeichneten Orten, kurz nördlich vom Wremer Tief, ist der Salzgehalt des Brackwassers auch bei Ebbezeiten in Grodennähe höher als 7‰ und bei Hochwasser 13,1 bis etwa 23‰. Das Weserfahrwasser, welches in etwa 1,5 km Entfernung, fast parallel zur Grodenkante, dahinzieht, hatte bei Niedrigwasser 11,9‰, bei höheren Wasserständen ist es wesentlich salziger.

Hier, im ausgepflochten Untersuchungsfeld des Instituts, wurde von der Deichkappe bis ins Fahrwasser hinein, fast rechtwinklig zur Deich- und Fahrwasserrichtung ein Profil von 26 Proben genommen.

Die ersten sieben Proben, von der Deichkappe bis an die Hochwasserlinie, also dem Deichvorlande, entnommen, bargen alle Mycelien niederer Pilze und vier davon außerdem solche höherer. Von den neun Fehlproben aus dem Boden des stark schlickigen Watts waren vier von der Oberfläche und fünf aus 5 bis 50 cm Tiefe. Die Schlickschicht war an diesen Stellen so dick, daß sie dabei nicht durchstochen wurde. Die restlichen Proben kamen von sechs ortsgebundenen (Hölzer, Schlengen und lagerndes Hanfseil) und treibenden Substraten und drei Bodenproben, von der Oberfläche und aus 10 und 50 cm Tiefe.

Außer einer bargen alle Proben vom Fahrwasser und aus seiner Nähe Mycelien, während die Fehlproben aus der landwärtigen halben Wattbreite entstammten. Eine sandige Probe aus der Wattmitte lieferte höhere Pilze.

Dieses Ergebnis war auffallend. Einmal überraschte die hohe Fundzahl aus der Fahrwassernähe, und zum anderen war das schlickige Watt hier im Gegensatz zum vorigen Befund bei Imsum sehr pilzarm. Die erste

¹⁾ Die Salzbestimmungen wurden von der Hydrographischen Abteilung, von Herrn Dr. LUNEBURG geliefert.

erstellung erweiterte sich schnell zu der allgemeinen Frage: Gibt es überhaupt eine Flora der saprophytischen Pilze im Wrack- und darüber hinaus im Meerwasser? — Die Klärung der gegensätzlichen Ergebnisse vom schlackigen Watt bei Imsum und bei Wremen konnte nur durch die Erhöhung der Probenzahl aus ähnlichen Habitaten erfolgen. Sie ist auch untersucht worden und wird in der Diskussion behandelt.

Der mehr interessierenden Frage nach der Pilzflora des Salzwassers wurde zunächst nachgegangen. Die Exkursion nach der Robbenplate¹⁾ und den Sandbänken beim Leuchtturm „Hoher Weg“ dienten diesem Zweck.

Die Robbenplate liegt zwischen dem Weserfahrwasser und dem Wersgat, etwa 21 km NNW von Bremerhaven. Sie ist eine flache Bank, ihre längere Achse verläuft in Stromrichtung. Ihr westliches Ufer ist sandig, ihr östliches zeigt dünne Lagen von Schlick, Ton und Eisensulfid, die durch die Einwirkung der Strömung im Anschnitt kleine Stufen bilden. Das während der Ebbezeit geschöpfte Wasser hatte 15,8‰ Salzgehalt, die Wasserbedeckung liegt wohl nicht unter der Hälfte der Gezeitendauer.

Fünfundzwanzig Proben wurden von diesem Standort eingebracht. Zwölf davon waren vom sandigen Ufer, drei vom östlichen, drei von Muschelbänken und sieben von ortsgebundenen Substraten. Alle vier Gruppen ergaben Pilze. Von den fünf Fehlproben stammten drei vom sandigen Veltufer, zwei von ortsgebundenen Substraten und eine vom östlichen Ufer. Nur höhere Pilze, und zwar *Fungi imperfecti*, wurden geködert.

Der „H o h e W e g“ liegt 11 km weiter seewärts am gleichen Fahrwasser, fast westlich davon. Die Bänke um den Leuchtturm herum sind sandig und geben wohl alle eine längere Wasserbedeckungszeit als die Robbenplate. Der Salzgehalt des bei Ebbe geschöpften Wassers betrug 27,2‰.

Von zwanzig genommenen Proben waren dreizehn von ortsgebundenen Substraten und sieben vom Boden. Die ersteren gaben keine Fehlproben, die letzteren drei. Drei Proben enthielten niedere, zwei davon gleichzeitig auch höhere, alle anderen nur höhere Pilze. Von den letzteren bildeten acht Pyknidien.

Später wurden von diesem Standort Holzstücke von einem Wrack, welches etwa 9 m unterhalb des Niedrigwasserspiegels liegt, eingeliefert. Davon wurden sechs Proben geschnitten und beködert. Alle ergaben Pilze, und zwar enthielt eine einen niederen und höheren Pilz, alle anderen nur höhere Pilze.

Diese Befunde sprechen für das Vorhandensein einer Pilzflora im Salzwasser. Diese Annahme wird noch erhärtet durch die folgenden Ergebnisse.

Zwischen Wangerooge, der östlichsten der ostfriesischen Inseln, und Helgoland wurde das Wrack „M e d e a“ nach mehrjähriger Unterwasser-

¹⁾ Die Fahrten nach der Robbenplate und nach dem „Hohen Weg“ ermöglichte dankenswerterweise Herr Oberbaurat DORMANN vom Wasser- und Schifffahrtsamt in Bremerhaven.

zeit gehoben. Abgeschnittene Späne und Stücke von den Holzbohlen und Hanfenden ergaben zwölf Rohkulturen. Von diesen enthielten sechs niedere und höhere Pilze, zwei nur niedere und die restlichen vier nur höhere. Die Wasserbedeckung war kontinuierlich gewesen, und der Salzgehalt des Wassers war dem des Meerwassers gleich.

Auch von Helgoland wurden Teile von Planken, die stark von Bohrerasseln durchlöchert waren und lange Zeit unter der Ebbeinie gelagert hatten, in das Institut gebracht. Späne und Splitter davon wurden in acht Rohkulturen und in der neunten ein Stückchen eines treibenden, fingerdicken, berindeten Zweiges beködert. Das Zweigstück ergab den einzigen Phycomyceten, ein dickhyphiges, kurzes Mycel, welches sich in den Folgekulturen als asexueller *Dictyuchus* erwies. Die Ausbeute der anderen acht Schalen bestand nur in höheren Pilzen.

Die Betrachtung dieser mitgeteilten positiven Ergebnisse erschien mir bedeutsam genug, den durch sie gegebenen Rahmen durch systematische Aufsammlungen zu füllen. Diese sollten so orientiert sein, daß möglichst alle regionalen Habitatsgürtel der natürlichen Reihe vom Meerwasser bis zur Siedlung hinterm Deich angeschnitten wurden. Durch die Erhöhung der Probenzahl sollten Verhältnismerte geschaffen werden für das Vorkommen von Pilzmycelien in den unterschiedenen Habitatsgürteln und weiter sollte der jeweilige Anteil der niederen und höheren Pilze festgestellt werden, um Rückschlüsse auf die Ausbreitungstendenz, Pilzherkunft und -wanderung zu ermöglichen.

Für diese Aufgabe erschien die Insel Wangerooogee als geeignet, auch darum, weil sich dort die Außenstelle dieses Instituts mit guter Arbeitsmöglichkeit befindet.

Es wurden dort im Mai dieses Jahres von Norden nach Süden fünf Profile (Karte 1) abgegangen und dabei 164 Proben genommen. Alle Profile reichten vom Meerwasser über den langen, seichten, sandigen Strand, über die Weiß-, Grau- und Schwarzdünen, Wiesen, Weiden, Siedlung, südlichen Groden (mit Naturschutzgebiet) bis an die Ebbeinie des südlichen Watts. Zwei andere Besuche der Insel gaben je 19¹⁾ weitere Proben.

Die südliche Verlängerung der Wangerooogeprofile von der Fahrrinne des Watts durch die Priele und über den Strand bis an den Festlandsdeich brachte eine Exkursion nach dem gegenüberliegenden Ort Carolinensiel mit 71 Proben. Gelegentliche Fahrten und Besuche von Küstenorten oder -plätzen erhöhten die Gesamtzahl jeweils um einige Proben. Eine Fahrt nach Tossens-Fedderwardsiel am oldenburgischen Ufer brachte z. B. zehn, die aus der Nähe der Grodenkante genommen waren.

In meiner Arbeit von 1939 wurde auf die Stollische Angabe über einige Pilzfunde in den seichten, gezeitenlosen Meeresstrandtümpeln eingegangen

¹⁾ Eines der Profile wurde von der technischen Assistentin des Instituts, Fräulein NAUJOKS, die bei den meisten anderen geholfen hatte, allein gemacht.



Karte 1

Das Watt zwischen Wangerooge und dem Festland
mit den eingetragenen Profilen.

iese sind an der Ostseeküste in größerer Zahl vorhanden. Für die später geplante vergleichende physiologische Bearbeitung der gefundenen Mycelien wurde schon jetzt das Material gesammelt, und zwar aus den Salzwasserlagunen und -tümpeln an der Kieler Förde. Die Ausbeute von 5 Proben wurde dieser vorliegenden Übersicht auch eingegliedert.

Die Gesamtzahl der hier ausgewerteten Proben beträgt 406. Die meisten besuchten Standorte wurden 26 Habitaten eingeordnet, die für diese Übersicht zu sieben Habitatsgruppen zusammengefaßt werden. Diese sind:

Meerwasser mit hohem Salzgehalt, über steinigem Boden oder tiefem, nicht erreichtem Boden. Die Funde entstammen darin treibenden oder ortsgebundenen Substraten aus der Nähe Helgolands (ausgenommen ist der erwähnte Zweig, der von der Insel vor kurzer Zeit ins Wasser geraten sein mußte) oder gefiltertem Meerwasser, dessen Rückstand kultivierbare Mycelien lieferte. Zahl der Proben: 12.

Meerwasser mit hohem Salzgehalt über geringerer Tiefe, wo auch vom meist sandigen Boden Proben genommen werden konnten. Im wesentlichen handelt es sich um die Proben vom Nordstrand Wangerooges und die vom „Hohen Weg“. Zahl der Proben: 80.

Brackwasser mit $> 7\text{‰}$ Salzgehalt. Die Proben entstammen treibenden oder ortsfesten Substraten oder sandigem bis schlickigem Boden. Die Mehrzahl der Proben kam vom Wremer Watt (nördlich des Wremer Tiefs), der Robbenplate, Stellen südlich der Insel Wangerooge, dem Watt nördlich von Carolinensiel und Meeresstrandtümpeln. Zahl der Proben: 165.

Brackwasser mit $< 7\text{‰}$ Salzgehalt. Die Proben kommen aus Substraten der Standorte oder des Bodens. Im wesentlichen entstammen sie dem Watt bei Imsum, Wangerooge und Tossens. Zahl der Proben: 24.

Grodenkante, Groden, Dünen und seewärtiger Deichhang. Alle diese Standorte sind häufig oder gelegentlich der Bedeckung oder sonstwie dem Einfluß des Seewassers ausgesetzt. Die Proben wurden genommen bei Imsum, Wremen, Wangerooge, Carolinensiel und Fedderwardersiel. Zahl der Proben: 76.

Bewirtschaftete Ländereien und Siedlungen. Diese Habitate sind der unmittelbaren Salzeinwirkung entzogen oder nur gelegentlich ausgesetzt. Proben sind aus Wangerooge, ihre Zahl ist 34.

Tümpel, kleine Teiche (Kolke) und Sümpfe. Sie sind heute von der Einwirkung durch Salzwasser frei, zeigen aber z. T. noch nachweisbare Spuren früherer Beeinflussung. Die Proben sind auf Wangerooge, bei Kiel und bei Wremen genommen worden. Zahl der Proben: 15.

Die Habitatsgruppen: Siedlung — Gärten — Wiesen — Weiden und Tümpel — Teiche — Sümpfe wurden vor allem darum eingeschlossen, um nach der morphologischen Bearbeitung der erhaltenen Mycelien Aufschlüsse über die Verbreitung der Arten und ihre mögliche Aufspaltung in physiologisch spezialisierte Rassen erhalten zu können.

Die Tabelle 1 zeigt die Aufteilung der 406 Proben auf die Habitatsgruppen, die Zahl der Fehlproben und die entsprechende Zahl der Proben mit Pilzbefunden.

<i>Habitatsgruppe</i> 1	<i>Gesamtzahl der Proben</i> 2	<i>Fehlproben</i>		<i>Funde</i>	
		<i>Zahl</i> 3	<i>%</i> 4	<i>Zahl</i> 5	<i>%</i> 6
<i>Meerwasser</i>	12	2	16,6	10	83,3
<i>Meerwasser u. Meerboden</i>	80	24	30,0	56	70,0
<i>Brackwasser > 7‰</i>	165	49	29,6	116	70,3
<i>Brackwasser < 7‰</i>	24	8	33,3	16	66,6
<i>Groden etc.</i>	76	9	11,8	67	88,1
<i>Siedlung etc.</i>	34	-	0	34	100
<i>Tümpel etc.</i>	15	2	13,3	13	86,6
	406	94	23,1	312	76,8

Tabelle 1.

Die Zahl der Fehlproben von durchschnittlich 23,1% der Gesamtzahl ist niedriger, als zu Beginn der Studie erwartet wurde. Bildet man die entsprechenden Summen und ihre Prozente nur von den vier See- und Brackwasserhabitatsgruppen, liegen die Werte von 281 Proben (100%) für Fehlproben bei 83 (29,5%) und für die Befunde bei 198 (70,4%). Auch diese Zahlen liegen so günstig, daß die Wahrscheinlichkeit des Vorhandenseins einer Pilzflora des Brack- und Seewassers sehr gewachsen ist.

Die Fehlproben haben ihr Maximum mit 33,3% im Brackwasser mit < 7‰ Salzgehalt. Diese Feststellung ist für die ökologische Betrachtung sehr wertvoll. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß hier nur Pilzsaprophyten behandelt werden und keine Artenanalyse erfolgt ist, auch keine Arten gezählt sind, sondern nur das Auftreten von extramatrikalen Pilzmycelien in den Rohkulturen. Ob die Häufigkeitskurve bei den parasitischen Pilzen eine Parallele zu diesen Daten gibt, ist noch nicht erwiesen.

Die Kurve für die Pilzbefunde würde zweigipflig sein. Eine Entscheidung, ob damit nur die gleichmäßigeren Außenfaktoren im Meerwasser

und im Süßwasserbezirk zum Ausdruck kommen oder auch auf eine habitatstypische Zusammensetzung der Pilzflora schließen lassen, wird durch die Tabelle 2 illustriert.

Habitatsgruppe 1	Rohkulturen niederer Pilze		mit Myzelien höherer Pilze		Gesamtzahl der Kolonien 2 u. 4 = 100 % 6
	Zahl 2	% 3	Zahl 4	% 5	
Meerwasser	-	0	10	100	10
Meerwasser u. Meerboden	16	22,5	55	77,4	71
Brackwasser > 7‰	35	25,1	104	74,8	139
Brackwasser < 7‰	9	45,0	11	55,0	20
Groden etc.	50	53,6	43	46,2	93
Siedlung etc.	31	65,9	16	34,0	47
Tümpel etc.	10	66,6	5	33,3	15
	151	38,2	244	61,7	395

Tabelle 2.

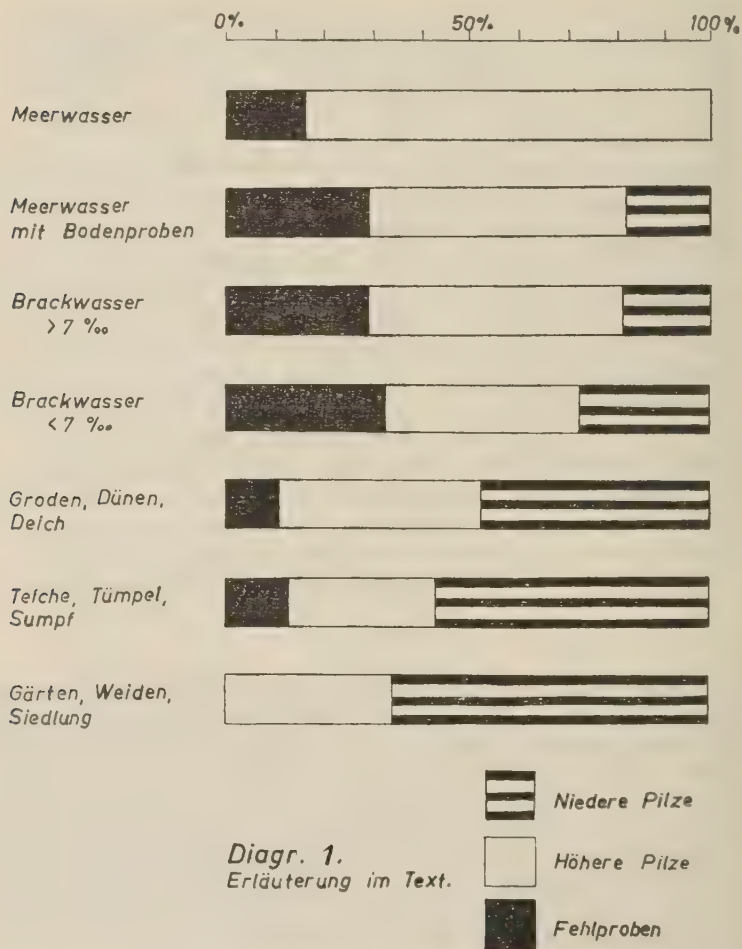
In Tabelle 2 sind die Bezugswerte in der sechsten Kolonne nicht die Zahlen der Rohkulturen der Kolonne 5 von Tabelle 1. Eine große Anzahl von Kulturschalen hatte nämlich Mycelien sowohl der niederen als auch der höheren Pilze. Diese erscheinen in der Bezugswert der Tabelle 2, Kolonne 6 (= 100%) doppelt. Diese Werte sind also um so viel größer, als Rohkulturen mit Mycelien beiderlei Pilzgruppen vorhanden waren.

Das relative Häufigkeitsoptimum der niederen Pilze liegt in der siebenten Habitatsgruppe (Tümpel, Teiche, Sümpfe). Von hier aus seewärts nehmen die Häufigkeitswerte ab. Eine sturzartige Abnahme erscheint in der Tabelle 2 zwischen den Brackwasserhabitaten mit < 7‰ und > 7‰ Salzgehalt.¹⁾

Die höheren Pilze sind in dieser Aufsammlung relativ am häufigsten im Meerwasser gefunden worden. Landwärts vermindert sich ihr prozentualer

¹⁾ Die landwärts häufigen Vertreter der *Phytiaceae* kommen in vermindelter Zahl vor. Ebenso ist es, das zeigt die Tabelle 2 nicht, weil die niederen Pilze hier nicht gegliedert sind, mit den breithyphigen Vertretern der *Saprolegniaceae* beim Übertritt von der Grodenkante nach dem Brackwasser < 7‰.

Anteil durch das sukzessive Auftreten von Gruppen der niederen Pilze. Der Anteil betrug aber stets ein Drittel oder mehr. Über Artenreichtum oder Artenarmut ist damit nichts ausgesagt.



Diagr. 1.
Erläuterung im Text.

Das Blockdiagramm 1 zeigt in den linken schwarzen Leisten die Prozentzahlen der Fehlproben und daneben die prozentual umgerechneten Anteile der höheren und niederen Pilze. Durch das anteilmäßige Einzeichnen der Fehlproben wird in dieser Darstellung das sturzartige Schwinden der niederen Pilze beim Übergang vom Groden- zum Brackwasser verdeutlicht.

Diskussion.

Die Literatur über die marinen Pilze oder die des Brackwassers ist spärlich, weit verstreut in den verschiedensten, z. T. schwer zugänglichen Zeitschriften und Werken und zieht sich über etwa sieben Jahrzehnte hin. Die marine Mykologie ist vernachlässigt worden. Erst in neuerer Zeit scheint das Interesse zu erwachen. WOLF and WOLF referierten 1947 in ihrem zweibändigen Werk: *The Fungi* auf 13 Seiten die vorliegenden Arbeiten, ZOBELL in seiner *Marine Mikrobiology* auf sieben Seiten. Wichtige Beiträge über die marinen Phycomyceten lieferten PETERSEN (1905) und SPARROW (1934/37), für die höheren Pilze SUTHERLAND (1914/16), BAUCH (1936), BARGHOORN und JANDER (1944).

Fast alle Autoren beschäftigten sich mit Parasiten, meistens mit solchen der Pflanzen, der Algen und des Seegrasses, weniger mit solchen der Tiere.

Die hier befolgte Methode gab fast ausschließlich fädige, saprophytische Pilze. Die vier beobachteten parasitischen Formen sind insgesamt in sechs Rohkulturen aufgetreten.

Nicht ohne Zaudern teile ich die erhaltenen überraschenden Ergebnisse der diesjährigen viermonatigen Sammelzeit, vom Mai bis August, mit. Die mannigfachen Schwierigkeiten, die beim Sammeln, bei der Auswahl der Substrate und der Köder, der Behandlung der Rohkulturen und während der Beobachtung über Zeiten von wenigen Tagen bis zu vielen Wochen auftraten, konnten nicht immer mit gleichem Erfolg überwunden werden. Manche Schalen und Substrate wurden, wie spätere Erfahrungen wahrscheinlich machten, zu früh abgetan, und manche könnten zu ungeeigneter Zeit kontrolliert worden sein.

Ein wichtiges Moment für die Ausbeute ist die Auswahl der Köder. Eine bemerkenswerte Anzahl der beobachteten Pilze ließ sich bis jetzt nicht züchten, in solchen Fällen ist auch die Agarkultur oft erfolglos geblieben. Weder die bisherige Auswahl der Köder noch der Nährböden war groß genug, um immer die systematisch wichtigen Entwicklungsstadien zu erhalten. Manche Mycelien zeigten bis zum Tage der Registrierung nur steriles Mycel, darum konnten in der gegebenen Übersicht keine weiteren Gliederungen als niedere und höhere Pilze gemacht werden.

Die hier berücksichtigten Habitatsgruppen erscheinen in der Reihenfolge, wie sie im Freien als Gürtel zwischen den großen Flächen des Meeres und des Festlandes liegen.

Von den 406 Proben waren 94 ohne Befund. Von den 312 Schalen mit Befund hatten 83 Mycelien von niederen sowohl als auch von höheren Pilzen. 229 Rohkulturen bargen Vertreter von nur einer der beiden Pilzgruppen.¹⁾ Diese Ergebnisse liegen unerwartet hoch.

Die Befunde von Fehlproben, höheren und niederen Pilzen in den Habitatsgruppen in der natürlichen Reihenfolge geordnet, lassen sich als eingipflige Kurven zeichnen. Die der Fehlproben hat das Maximum im

¹⁾ Vierzehn Rohkulturen hatten entweder nur *Penicillium* oder nur *Mucor* oder nur diese beiden zusammen.

Brackwasser mit $< 7\text{‰}$ Salzgehalt. Das der höheren Pilze liegt im Meerwasser und das der niederen auf dem Lande. Die beiden letzten Kurven fallen nach der entgegengesetzten Seite.

Von den niederen Pilzen scheiden im Brackwasser mit $< 7\text{‰}$ die breit-hyphigen *Saprolegniaceae* aus. Diese Feststellung ist eine Bestätigung meiner ökologischen Studie von 1939. Das bei Helgoland gefundene *Saprolegniamyces* war steril, kurz und dickhyphig, ging im Salzwasser von 32‰ ein und zeigte sich in Tochterkulturen im Süßwasser als *Dictyuchus*. Dieser Gelegenheitsfund ist in der Übersicht darum nicht gewertet worden.

Die enghyphigeren saprophytischen Vertreter der *Pythiaceae* kommen noch im Brackwasser mit $> 7\text{‰}$ Salzgehalt vor und einzelne auch noch in Meerwasser. Bis jetzt war aus dem Meerwasser nur ein parasitische *Pythium* (*P. marinum* SPARROW 1934) behandelt.

Die beiden schlickigen Standorte bei Imsum und Wremen, die reicher bzw. armen Pilzbefund brachten, liegen im Gebiet des Häufigkeitssturzes der niederen Pilze. Die gegensätzlichen Befunde können als extreme Zahlen innerhalb der Brackwassergürtel mit < 7 bzw. $> 7\text{‰}$ Salzgehalt aufgefaßt werden.

Elf Proben wurden am Nordstrand bei Wangerooge aus Tiefen von 1 bis 90 cm gestochen. Das geschah mit der Absicht, pilzliche Organismen des Küstengrundwassers zu erhalten. Nur fünf Mycelien wurden isoliert; über die Reichhaltigkeit oder Zusammensetzung der Pilzgemeinschaft müssen spätere Aufsammlungen berichten. Ihr Vorhandensein dü nach den Angaben REMANES über die Umweltbedingungen (an einem stimmten Standort 7 bis 10‰ Salzgehalt und $8,2$ bis $18,2^{\circ}\text{C}$ während Monate Mai bis November) wahrscheinlich sein. Er selbst fand in die Lebensraum viele neue tierische Organismen.

Das Dominieren der höheren Pilze im Meerwasserraum ist bemerkenswert. Da sie vorzüglich an lagernden, ortsfesten oder treibenden, oft hohen Substraten gefunden wurden, könnte man vermuten, daß sie vom Lande verschleppt oder eingewandert sind. Im ersteren Falle hätten Gelegenheitsfunde vorgelegen, und zwar von Pilzen, die euryhalin sind, d. h. nicht nur im limnischen oder brackigen, sondern auch im Meerwasser mit hohem Salzgehalt leben können. Im letzten Falle würden diese Formen, von terrestrischen Formen abstammend, sich dem Leben im Meerwasser angepaßt haben und darin ihren Lebenszyklus vollenden und genügend Erhaltungsmöglichkeiten finden. Zu einer solchen Vermutung wird man verleitet durch die außerordentlich große Zahl der erd- und luftangepaßten höheren Pilze und die dagegen verschwindend kleine Zahl der Meerwasserformen.

Alle Mycelien, die auf den verwendeten Nährböden wuchsen, sind als Dauerkulturen aufgehoben und werden daraufhin untersucht werden, welche Salzgehaltsstufe für die Vollendung ihres Lebenszyklus, die Propagationsziffer und Infektionstüchtigkeit die günstigste ist. Dann kann nach der morphologischen Bearbeitung einmal die Art bestimmt werden, und zum anderen ist eine Gliederung der erhaltenen Formen in stenohaline,

eurysaline verschiedener Grade und limnische möglich. Damit werden auch Hinweise über die Herkunft und die Wanderung dieser Pilze gegeben sein.

Zusammenfassung.

Die Arbeit enthält eine Übersicht der gefundenen Mycelien der fädigen pilzlichen Saprophyten von 406 systematisch gewählten Standorten. Diese letzteren sind zu sieben Habitatsgruppen zusammengefaßt, die der natürlichen Reihenfolge vom Meerwasser über das Brackwasser zum Festland entsprechen.

Die Auswertung gibt die allgemeinen Häufigkeitswerte und die der niederen und höheren Pilze.

Die Häufigkeit der Pilzsaprophyten macht das Vorhandensein einer Salzwassermykologie wahrscheinlich.

Die Fehlproben haben ihr Maximum im Brackwasser mit $< 7\text{‰}$ Salzgehalt. Von hier nach seewärts tritt die Dominanz der höheren Pilze immer deutlicher in Erscheinung, während landwärts der Anteil der niederen kontinuierlich zunimmt.

Anschrift des Verfassers:

Dr. W. Höhnk, Institut für Meeresforschung, Bremerhaven-G.

Literaturverzeichnis

- ARGHOORN, E. S., and D. H. LINDER, „Marine fungi: their taxonomy and biology,” *Farlowia*, 1: 395—401, 1944.
- UCHI, R., *Ophiobolus Kniepii*, ein neuer parasitischer Pyrenomycet auf Kalkalgen. Publ. d. Stazione Zoologica di Napoli. XV: 377—391, 1936.
- HÖHNK, W., Ein Beitrag zur Kenntnis der Phycomyceten des Brackwassers. *Kieler Meeresforschungen* 3: 337—361. 1939.
- LINDER, D. H., I. Classification of the marine fungi. *Farlowia* 1: 401—420. 1944.
- PETERSEN, H. E., Contributions à la connaissance des Phycomycetes marins (*Chytridinae* FISCHER). Oversigt, Kgl. Danske Videnskab. Selskab Forhandl. 1905: 440—488.
- REMANE, A., und E. SCHULZ, Die Tierwelt des Küstengrundwassers bei Schilksee (Kieler Bucht) I. Schriften d. Naturw. Vereins f. Schleswig-Holstein. 30: 399—408, 1935.
- SPARROW, F. K., Observations on marine phycomycetes collected in Denmark. *Dansk Bot. Arkiv*, 8: 1—24. 1934.
- Biological observations on the marine fungi of Woods Hole waters. *Biol. Bull.* 70: 236—263, 1936.
- The occurrence of saprophytic fungi in marine muds. *Biol. Bull.* 73: 242—248. 1937.
- SUTHERLAND, G. K., New Marine *Pyrenomycetes*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* Vol. 5, p. 147. 1914.
- New marine fungi on *Pelvetia*. *New Phytologist*. p. 33. 1915.
- Additional notes on marine *Pyrenomycetes*. *Ibid.* Vol. 14, p. 183. 1915.
- Marine *Fungi imperfecti*. *Ibid.* Vol. 15, p. 35. 1916.
- Additional notes on marine *Pyrenomycetes*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* Vol. 5, p. 257. 1916.
- WOLF, F. A., and F. T. WOLF, *The Fungi* (2 Volumes). New York, 1947.
- ZOBELL, Marine Mikrobiology. Waltham, Mass. U.S.A., 1946.

Nachtrag zu: Die in Nordwestdeutschland gefundenen ufer- und bodenbewohnenden *Saprolegniaceae*

(p. 52—90 dieses Heftes)

Von Willy Höhnk

Nach der Fertigstellung des Umbruchs gingen, insbesondere durch die Freundlichkeit des Herrn DR. H. JOHANNES, Biologische Bundesanstalt, Braunschweig, hier die am Ende aufgeführten Arbeiten 1—9 oder Auszüge bzw. Referate davon ein. Sie erschienen bis auf eine Ausnahme alle während des letzten Krieges oder später und enthalten Beiträge zur Kenntnis der morphologischen, zytologischen und physiologischen Verhältnisse bei Arten der Gattungen *Thraustotheca*, *Brevilegnia* und *Geolegnia*.

Thraustotheca clavata ist mehrfach Untersuchungsobjekt gewesen. SAKSENA und BHARGAVA behandelten die Mitochondrien und Vakuolenverhältnisse während der Sporenbildung (6) und zusammen mit DIN DAYAL die unterschiedliche Morphologie der beiden Zoosporengeißeln (7). *Thr. clavata* war weiterhin eine der untersuchten Arten in der ernährungsphysiologischen Arbeit von WHIFFEN (8) und der keimungsphysiologischen Arbeit von ZIEGLER (9). Der letztere benutzte auch Zygoten von *Brevilegnia linearis* und *Geolegnia inflata*.

Neue Arten der Gattung *Brevilegnia* wurden von VAN EEK (3)¹⁾ und JOHNSON (5) beschrieben, und zwar vom ersteren *Br. macrospora* und *Br. gracilis*, vom letzteren *Br. longicaulis*. Die beiden ersteren Arten haben engere Hyphen (2—5 μ) und kleinere Sporangiosporen (4—7 μ), dagegen aber größere Oosporen (15—24 bzw. 15—28 μ) als die von mir beschriebenen *Br. parvispora* und *Br. minutandra*. *Br. longicaulis* JOHNSON unterscheidet sich davon durch größere Oosporen (20,1—27,5 μ) und dikline Antheridien und zeigt, in besonderem Gegensatz zu *Br. parvispora*, keine achlyaähnliche Entleerung der primären Sporangien. — HARVEY (4) fand bei seinen Aufsammlungen in Südkalifornien auch *Brevilegnia megasperma* HARVEY, *Br. unisporma* var. *litoralis* COKER et BRAXTON, *Geolegnia inflata* HARVEY und *G. septisporangia* COKER et HARVEY. — *Brevilegnia gracilis* war außerdem eines der Untersuchungsobjekte zweier ernährungsphysiologischer Arbeiten (1, 2) von BHARGAVA.

¹⁾ Von dieser Arbeit lag nur das Referat aus Rv. Appl. Myc. 16:813, 1937, vor und von den beiden neuen Pilzen die Diagnosen und die Abbildungen dazu auf den Tafeln 1 und 2.

Die als neu beschriebenen Pilze werden durch die neuere Literatur nicht getroffen; die Diagnosen sind:

Brevilegnia parvispora nov. spec. (p. 67, Taf. 9).

Mycelio bene evoluto, ad semenem *Cannabis sativae* ± 7 mm. Hyphis ramosis, diam. ad basim usque ad 57μ medii hyphis plerumque $20-27 \mu$ diam..

Sporangiis cylindricis leve clavatis.

Sporis sporangiorum primorum simile generi *Achlya*, sporis sporangiorum sequentum simile generi *Brevilegnia*. — Sporis sphaericis $10-12 \mu$ diam., sporis \pm aguloribus ca. $8-12 \times 15-21 \mu$.

Oogoniis terminalibus cum singulis oosporis $12-15,5 \mu$, plerumque $\pm 14 \mu$ diam., structura excentrica.

Antheridiis raris et androgynis.

Gemmis raris.

Hab.: ad terram submersam, Wollingster See prope Bremerhaven, Germania.

Brevilegnia minutandra nov. spec. (p. 77, Taf. 13).

Mycelio bene evoluto, ad larvas formicarum ca. $6-8$ mm. Hyphis ramosis, diam. $7-19 \mu$.

Sporangiis cylindricis plerumque usque ad 400μ , perraro usque ad $2,4$ mm. Sporis in una serii, cubicis aut cylindricis (usque ad 85μ).

Oogoniis copiosis, terminalibus, globosis, primo laeve, posterior plicatis cum oosporis singulis, $13,5-20 \mu$ diam., plerumque $\pm 15,5 \mu$ diam., structura excentrica. Antheridiis raris, androgynis, parvis, plerumque singulis.

Gemmis raris.

Hab.: ad terram ripae insulae, Schöhsee prope Plön (Holstein), Germania.

Geolegnia intermedia nov. spec. (pag. 81, Taf. 14).

Mycelio bene evoluto ad semenem *Cannabis sativae* ca. $5-7$ mm. Hyphis omnullo ramosis, diam. $8-12 \mu$.

Sporangiis $85-180 \mu$ longis, plerumque $110-150 \mu$ cum una serii sporis, imobilibus, orbicularibus ($\pm 17 \mu$ diam.) aut ovalibus (plerumque $17-26 \times 11-19 \mu$).

Oogoniis terminalibus, globosis, plerumque laeve cum oosporis singulis, diam. $5-19,5 \mu$, structura excentrica.

Antheridiis plerumque singulis, androgynis, saepe desunt.

Gemmis non observata sunt.

Hab.: ad terram ripae, Schöhsee prope Plön (Holstein), Germania.

Aplanopsis nov. gen. (p. 85).

Mycelio intra- et extramatriculare est. Hyphis angustis simile *Leptolegnia*, *Geolegnia* et *Brevilegnia* pro parte. —

Sporangiis non observata sunt.

Oogoniis cum oosporis singulis, structura centrica aut subcentrica. Parthenogenesis gignitur.

Aplanopsis terrestris nov. spec. (p. 85, Taf. 15).

Mycelio bene evoluto, ad larvas formicarum usque ad ca. 12 mm. Cum tempore exuale hyphis ramosis densis, diam. $9-15 \mu$.

Sporangiis nullis.

Oogoniis copiosis, terminalibus, orbicularibus, aut ovalibus, verrucosis, gibbosis, aut posterior plicatis cum oosporis singulis, diam. $15-22 \mu$, structura centrica aut subcentrica.

Antheridiis perraris, androgynis, parvis, singulis.

Gemmis raris.

Hab.: ad terram humosam, Plön (Holstein) et Wremen prope Bremerhaven, Germania.

Literaturverzeichnis

1. BHARGAVA, K. S., 1945. Physiological Studies on Some Members of the Family *Saprolegniaceae* IV. Carbohydrate Requirements. *Lloydia*, 8: 60—68.
2. BHARGAVA, K. S., 1946. Physiological Studies on Some Members of the Family *Saprolegniaceae*. V. Growth Substances. *Lloydia*, 9: 13—23.
3. EEK, T. van, 1937. Wortelrot van *Viola tricolor* L. etc. Thesis, Univ. of Amsterdam, 83 pp., 9 pls. 7 graphs.
4. HARVEY, J. V., 1942. A Study of Western Watermolds. *Journ. Mitch. Soc.* 5: 16—42.8 plates.
5. JOHNSON Jr., T. W., 1950. A Study of an Isolate of *Brevilegnia* from New Caledonia. *Mycologia*, XLII: 242—252.
6. SAKSENA, R. K. and K. S. BHARGAVA, 1946. Some Cytological Observations on Spore Formation in *Thraustotheca clavata*. *Mycologia*, XXXVIII: 554—564.
7. SAKSENA, R. K., K. S. BHARGAVA and DIN DAYAL, 1942. The Structure of the Cilia of *Thraustotheca clavata* (DE BARY) HUMPH. *Journ. Indian Bot. Soc.* XXII: 37—39.
8. WHIFFEN, A. J., 1945. Nutritional Studies of Representatives of Five Genera in the *Saprolegniaceae*. *Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc.* 61: 114—123.
9. ZIEGLER, A. W., 1948. A Comparative Study of Zygote Germination in the *Saprolegniaceae*. *Journ. Eli. Mitch. Sci. Soc.* 64: 13—40, 6 plates.

